Source · MNHN, Paris

Source · MNHN, Paris

2° ex Pz 260 C4

MÉMOIRES
DU
MUSÉUM NATIONAL
D'HISTOIRE NATURELLE

NOUVELLE SÉRIE
Série D, Sciences physico-chimiques
TOME III
FASCICULE 3

A. RESPLANDY

PROPRIÉTÉS DES ACIDES N-ARYL-PHTALAMIQUES EN RELATION AVEC LES PERTURBATIONS DU GÉOTROPISME DES PLANTES

PARIS
ÉDITIONS DU MUSÉUM
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (V^e^)

1967

MÉMOIRES

DU

MUSÉUM NATIONAL

D'HISTOIRE NATURELLE

BIBL. DU
MUSEUM
D'HIST.
NATUR.

Source MNHN, Paris

Source · MNHN, Paris

MÉMOIRES

DU

MUSÉUM NATIONAL

D'HISTOIRE NATURELLE

Série D, Sciences physico-chimiques

TOME III

PARIS
ÉDITIONS DU MUSÉUM
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (Ve)

1966-1967

Source MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

TABLE DES MATIÈRES

Pages

Fascicule 1

C. Ropars. Étude, par résonance paramagnétique électronique et par potentiométrie, de la fixation des ions cuivrique et ferrique sur l'acide désoxyribonucléique et quelques-uns de ses dérivés 1-84

Fascicule 2

C. Hélène. Spectroscopie et photochimie des constituants des acides nucléiques. Rôle des interactions moléculaires. 1-124

Fascicule 3

A. Resplandy. Propriété des acides N-aryl-phtalamiques en relation avec les perturbations du géotropisme des plantes 1-36

Fascicule 4

A. Lefeuvre. Applications du phénylthiomalonate d'éthyle en synthèse hétérocyclique 1-58

Source MNHN, Paris

Source MNHN, Paris

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
Série D. Sciences physico-chimiques. Tome III, Fasc. 3. — 1967

PROPRIÉTÉS DES ACIDES N-ARYL-PHTALAMIQUES EN RELATION AVEC LES PERTURBATIONS DU GÉOTROPISME DES PLANTES

par

A. RESPLANDY

Laboratoire de Chimie appliquée aux corps organisés du Muséum National d'Histoire Naturelle

SOMMAIRE

Introduction.

1. — *Mise en évidence de l'action des acides N-aryl-phtalamiques sur le géotropisme de végétaux.*
   - 11. Expériences de Mentzer et coll. (1950).
   - 12. Expériences de Jones, Metcalfe et Sexton (1954).
   - 13. Expériences de Te-May Tsou Ching et coll. (1956).
   - 14. Expériences de Teas et Sheehan (1957).
   - 15. Expériences de Keitt Jr. (1960).
   - 16. Expériences de Cowing et Leeper (1960).
   - 17. Expériences de de Boois, Bottelier et Zanne (1960).
   - 18. Expériences de Schrank (1961).
   - 19. Expériences de Libbert et Steyer (1963).

2. — *Autres actions des acides N-aryl-phtalamiques sur les végétaux.*
   - 21. Action sur la croissance linéaire.
     - 211. Travaux de Morgan et Soding.
     - 212. Travaux de de Boois et coll.
     - 213. Travaux de Schrank.
     - 214. Travaux de Cowing et Leeper.
     - 215. Activité auxinique des acides N-aryl-phtalamiques.
   - 22. Action histogène.
   - 23. Action sur le phototropisme.
   - 24. Action sur la germination.
   - 25. Action rhizogène.
   - 26. Action sur la formation des fruits.
   - 27. Action en tant que facteur d'abscission.
   - 28. Action sur la dominance apicale de certaines plantes.
     - 281. Travaux de Mitchell et coll.
     - 282. Travaux de Morgan.
   - 29. Action phytotoxique.
   - 29 *bis*. Remarques sur les propriétés des acides N-aryl-phtalamiques.

3. — *Relations entre la constitution chimique des acides N-aryl-phtalamiques et leur activité sur le géotropisme.*
   - 31. Spécificité des acides N-aryl-phtalamiques.
   - 32. Influence de la fraction amine.
   - 33. Influence de la fraction acide.

BIBL. DU
Source : MNHN, Paris

4. — *Autres substances que les acides N-aryl-phtalamiques susceptibles de modifier le géotropisme de végétaux.*

41. Auxine.
42. Homologues de l'acide β-indolyl-acétique.
43. Substances auxinomimétiques typiques.
44. Homologues de substances auxinomimétiques typiques.
45. Effecteurs auxiniques de constitution non apparentée à des substances auxinomimétiques.
46. Colorants du groupe des hydroxyphtaléines.
47. Série de l'acide benzoyl-2 benzoïque.
48. Série de l'acide fluorène-carboxylique-9.
49. Série des aryl-nitramines.

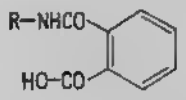
5. — *Considérations théoriques sur la perturbation du géotropisme des plantes.*

51. Théories fondées exclusivement sur une différence de concentration en acide β-indolyl-acétique.
52. Théories dans lesquelles l'acide β-indolyl-acétique n'a plus exclusivement un rôle déterminant.
53. Perturbations de géotropisme et circulation de l'acide β-indolyl-acétique.
54. Hypothèses sur les modalités d'action des substances perturbant le géotropisme des végétaux.
55. Essai de classement des substances perturbant le géotropisme des végétaux.
    551. Principe.
    552. Classement des colorants du groupe de l'hydroxyphtaléine.
    553. Classement des dérivés de l'acide fluorène carboxylique-9.
    554. Classement des produits de la série de l'acide orthobenzoyl-benzoïque.
    555. Classement des aryl-nitramines.
    556. Classement des acides N-aryl-phtalamiques.

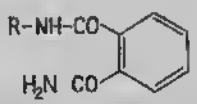
Bibliographie.

INTRODUCTION

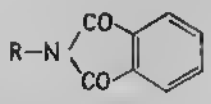
Hoffmann et Smith ont signalé en 1949 que les acides N-aryl-phtalamiques (I), leurs sels solubles, leurs esters, leurs amides (II) ainsi que les imides correspondantes (III) constituent un nouveau groupe de régulateurs de croissance des plantes (60).



I



II



III

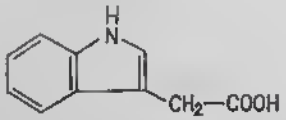
R = soit un noyau benzénique diversement substitué par Cl, Br, NO_2, CH_3 ; soit un radical naphtyle.

Ces substances appliquées en pulvérisation sur des pieds de tomates provoquent différents effets suivant la concentration des solutions utilisées : pour des concentrations de l'ordre de 0,1 ppm il se produit un enroulement des feuilles sur elles-mêmes ; pour des concentrations de 0,03 ppm on observe l'accroissement notable de l'angle d'insertion des rameaux sur les tiges caractéristique du phénomène d'épinastie ; à 20 ppm on constate un gonflement anormal des tiges. L'action sur la fructification est également très apparente et des fruits parthénocarpiques peuvent être obtenus avec de semblables traitements.

Cependant Mentzer et ses collaborateurs (90), examinant dans quelle mesure les acides N-aryl-phtalamiques possédaient des propriétés de substances phytohormonales, constatèrent dès 1950 que ces composés ne répondaient pas aux tests classiques de l'acide β-indolyl-acétique (IV) (*) effectués sur coléoptiles d'avoine ou sur tige de pois.

(*) Que nous désignerons par ABIA et que nous appellerons indifféremment « auxine », terme qui tend à se substituer à celui d'hétéroauxine initialement utilisé.

Source : MNHN, Paris



IV

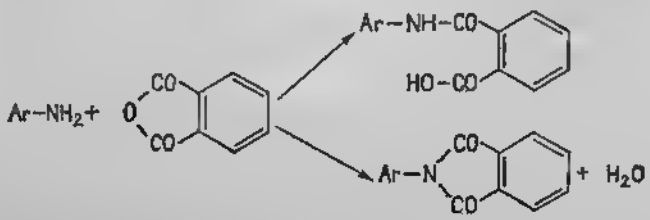
En revanche ils montrèrent que des acides N-aryl-pbtalamiques pouvalent modifier la réponse géotropique des racines de diverses plantules, de lentilles notamment. Ce phénomène nous intéresse plus particulièrement et nous voudrions préciser les caractères chimiques qui en sont responsables.

Si les acides N-aryl-phtalamiques ne déclenchent pas les phénomènes les plus typiques de l'activité auxinique, il n'en demeure pas moins que l'épinastie et la production des fruits parthénocarpiques sont des manifestations habituellement provoquées par l'AB1A ou des substances auxinomimétiques.

D'autre part de nombreuses expériences relatives au géotropisme des végétaux sont venues étayer la théorie de Cholodny-Went (24, 162) selon laquelle les courbures de croissance, induites par des facteurs internes ou externes, sont dues à une inégale répartition d'auxine. C'est ainsi que dans la partie la plus basse d'une tigelle placée horizontalement la teneur en auxine est maximale ; il en résulte un développement accéléré du bord inférieur de cette tigelle qui se courbe et tend à se développer verticalement de bas en haut (géotropisme négatif). Dans les organes souterrains la concentration en auxine est normalement supérieure à une limite au-delà de laquelle la croissance n'est plus stimulée mais au contraire inhibée et le mécanisme est inversé. Il s'ensuit que, dans une racine placée horizontalement, l'auxine dont la teneur est maximale dans la zone la plus basse freine le développement du bord inférieur de l'organe ; celui-ci se courbe et tend à se développer verticalement de haut en bas (géotropisme positif).

Il nous a donc paru intéressant de situer l'étude des perturbations de géotropisme provoquées par les acides N-aryl-phtalamiques dans le cadre des phénomènes résultant d'une activité auxinique.

Nous rappelons enfin que les acides N-aryl-phtalamiques se préparent facilement en faisant réagir par simple mélange des quantités équimoléculaires d'une amine et d'anhydride phtalique dissous dans des solvants appropriés : benzène, toluène, xylène, acétate d'éthyle. La réaction s'effectue à froid (115, 132, 133) ou en portant le mélange réactionnel à l'ébullition (90). Quelquefois, les acides N-aryl-phtalamiques cristallisent spontanément mais une concentration par distillation sous pression réduite est souvent nécessaire pour l'isolement du produit. Le chauffage peut provoquer la formation d'imides que l'on élimine en épuisant le produit brut de la réaction par une solution saturée de bicarbonate de sodium : les acides N-aryl-phtalamiques se dissolvent seuls et sont reprécipités par acidification.



Les acides N-aryl-phtalamiques cristallisent généralement en fines aiguilles. Leur spectre d'absorption dans l'infra-rouge présente plusieurs bandes caractéristiques, notamment la bande > NH située vers 2,95-3,07 μ, la large zone d'absorption de la fonction acide située entre 3,3 et 4 μ, la bande > CO des acides aromatiques entre 5,88 et 5,95, la bande > CO des amides secondaires vers 6,10 μ, et une deuxième bande due au même groupement vers 6,45 μ.

Source : MNHN, Paris

1. — MISE EN ÉVIDENCE DE L'ACTION DES ACIDES N-ARYL-PHTALAMIQUES SUR LE GÉOTROPISME DE VÉGÉTAUX

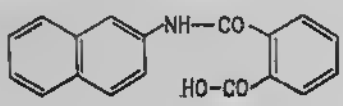
11 – *Expériences de* MENTZER *et coll.* (1950)

Ce sont MENTZER et ses collaborateurs (90) qui, les premiers, ont montré avec des expériences très simples que des acides N-aryl-phtalamiques (*) peuvent inverser la réponse géotropique de racines de différentes plantules.

Les graines choisies sont trempées dans une solution d'aryl-phtalamate de potassium pendant 24 heures, puis mises à germer dans des boîtes de Pétri sur un lit de coton imprégné d'eau distillée (89). 48 heures après, les plantules sont suffisamment développées pour que l'on puisse nettement déterminer la proportion d'inversion, c'est-à-dire le pourcentage de racines dont la croissance s'effectue au-dessus de l'horizontale, la coiffe plus ou moins tournée vers le haut. Les essais sont réalisés de préférence à l'obscurité dans des boîtes de Pétri pouvant recevoir par exemple 50 lentilles. Les solutions de sels potassiques dont la concentration varie de 10^{-3} M à 10^{-7} M sont préparées en dissolvant à chaud les acides N-aryl-phtalamiques dans des solutions aqueuses de bicarbonate de potassium, les quantités étant calculées pour une neutralisation exacte.

Toute une série de graines a été examinée : on a notamment observé une inversion dans la croissance des racines de pois (*Pisum sativum*), de cresson (*Lepidium sativum*) et de tournesol (*Helianthus annuus*) mais les lentilles (*Lens esculenta*) ont été plus particulièrement étudiées (90). Avec le même protocole expérimental et pour des concentrations de α-naphtyl-phtalamate de potassium allant de 10^{-3} à 10^{-5} M, NETIEN et CANILLOT (99) ont en outre constaté que les racines de *Vicia sativa*, *Sinapis alba*, *Raphanus raphanistrum*, *Brassica campestris* var. *napus* avaient un géotropisme négatif.

Lorsqu'on veut comparer l'activité de plusieurs substances, il est indispensable de prendre la moyenne d'une série de répétitions de l'expérience type portant sur 50 graines car on enregistre d'un essai à l'autre des variations assez importantes dont un aperçu est donné par le tableau I emprunté à un travail de DAUBIGNY (31) et relatif à l'acide β-naphtyl-phtalamique (V).



V

TABLEAU I

% de racines de lentilles à géotropisme perturbé = f (concentration en acide β-naphtyl-phtalamique)

Concentration en mM/l :	1	0,1	0,01	0,001	0,0001
N° essai					
1	40	32	14	6	0
2	24	18	10	2	0
3	26	24	20	4	0
4	44	44	18	10	2
5	28	24	20	6	0
6	56	44	24	0	0
7	38	32	14	4	0
8	34	28	24	4	0
9	30	26	20	6	0
10	26	26	22	2	0
Moyennes	34,6	29,8	18,6	4,4	0,2

(*) La constitution de ces produits sera précisée dans le chapitre 3.

Source : MNHN, Paris

12 – *Expériences de* Jones, Metcalfe *et* Sexton (1954)

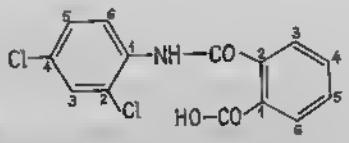
Au cours de recherches systématiques sur les relations entre la constitution chimique de quelques séries de substances et leur action sur le développement des végétaux, Jones, Metcalfe et Sexton (67) ont étudié au moyen d'un procédé original la modification du géotropisme de racines de colza et de seigle provoquée par quelques acides N-aryl-phtalamiques.

Les graines sont mises à germer sur gélose jusqu'à ce que les racines mesurent 1 cm. Les plantules sont alors transférées à la pince dans des boîtes de Pétri contenant une solution gélosée de la substance à essayer. Les boîtes sont placées verticalement sur la tranche et après un séjour de 24 heures à l'obscurité les essais sont classés de la manière suivante :

— si les racines se développent verticalement de haut (comme les témoins) ;
+ si la plupart des racines font un angle d'environ 45° avec la verticale ;
++ si les racines se développent horizontalement.

Une douzaine de graines sont simultanément mises en essai avec des gels contenant de 0,1 à 50 ppm du produit à tester. Chaque classement est rapporté à une concentration donnée.

Les acides suivants solubilisés sous forme de sels sodiques se sont révélés actifs à des doses allant de 0,1 à 10 ppm : N-(méthyl-2 phényl)-phtalamique ; N-(méthyl-4 phényl)-phtalamique ; N-(chloro-2 phényl)-phtalamique ; N-(chloro-4 phényl)-phtalamique ; N-(dichloro-2,4 phényl)-phtalamique (VI) ; N-(dichloro-3,4 phényl)-phtalamique ; α-naphtyl-phtalamique. L'acide phényl-phtalamique et l'acide N-(nitro-4 phényl)-phtalamique ont été sans action à la dose de 50 ppm.



VI

13 – *Expériences de* Te-May Tsou Ching, Hamilton et Bandurski (1956)

Reprenant une étude de Grigsby et coll. (49), Te-May Tsou Ching et coll. (146) ont soumis au test de courbure des segments de tigelles et des racines de maïs ou de pois ainsi que des coléoptiles d'avoine traités par immersion dans des solutions tamponnées à pH 4,5 contenant de l'acide α-naphtyl-phtalamique (*).

Après un trempage de 30 à 60 mn dans une solution 10^{-3} M en AαNP, ils ont observé une inhibition presque totale de la courbure géotropique de segments de pois et de maïs maintenus horizontalement au cours d'expériences durant de 5 à 6 heures et contrôlées photographiquement.

L'AαNP a été solubilisé sous forme de sel de potassium préparé en neutralisant exactement l'acide par du bicarbonate de potassium dans une solution hydroacétonique ultérieurement amenée à sec par distillation à 37°C sous azote.

14 – *Expériences de* Teas *et* Sheedan (1957)

La rapide réaction des tiges de muflier au stimulus gravitique a motivé une application pratique des propriétés de l'AαNP. En effet Teas et Sheedan (145) ont utilisé cet acide pour atténuer la courbure géotropique qui déprécie en quelques heures des fleurs commercialisées en Floride.

La mise au point du procédé a porté sur des « fleurs coupées » d'une trentaine de centimètres de long. Les tiges sont trempées dans de l'eau pendant 3 heures, sectionnées à leur base pour réduire leur longueur à 20 cm, trempées à nouveau dans des solutions appropriées pendant une durée optimum de 1 heure et enfin maintenues horizontalement en insérant la partie basale dans un bloc de matière plastique expansée.

(*) Que nous désignerons par AαNP.

Source : MNHN, Paris

La courbure géotropique négative des tiges témoin (2e trempage dans une solution tampon de pH = 4,6) s'amorce après 15 à 30 minutes de stimulation et l'extrémité des tiges est totalement redressée dans un délai d'une douzaine d'heures. Lorsque le trempage s'effectue dans une solution contenant de l'α-naphtyl-phtalamate de de potassium la réponse géotropique est inhibée.

Des déterminations angulaires précises sont obtenues à partir de négatifs photographiques. L'expérience montre qu'après un traitement avec une solution de α-naphtyl-phtalamate de potassium 10^{-5} M la courbure géotropique n'est que 14 % de celle des témoins sur 24 heures d'observation (fig. 1).

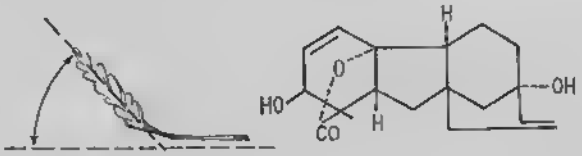


Fig.1 VII

Il est à remarquer qu'au cours d'expériences durant 5 heures une addition d'acide gibbérellique (VII) à la dose de 10^{-4} M a ramené l'inhibition provoquée par l'AαNP 10^{-5} M de 5 % à 24 %. Toutefois il faudrait tenir compte du fait que l'acide gibbérellique seul, à la dose de 10^{-5} M, provoque une courbure qui est 110 % de celle des témoins sur 24 heures d'observation.

15 – *Expériences de* G. W. Keitt Jr (1960)

Le principe de la technique expérimentale de Jones et coll. (67) a été repris par Keitt Jr (75) pour étudier l'action de diverses substances dont l'AαNP sur la réponse géotropique des racines de blé.

Les graines sont trempées pendant 6 heures dans l'eau distillée puis mises à germer sur papier filtre humide dans des récipients plats maintenus dans un plan faisant avec la verticale un angle de 10° de manière à ce que les racines se développent sans contrainte. Après 60 heures d'incubation à 15°C les plantules sont triées et transférées sur des plaques verticales de milieu gélosé en prenant soin d'écraser à la pince les racines latérales apparues. Elles sont ainsi maintenues pendant une période d'« équilibrage » de 2 à 10 heures puis placées horizontalement pendant 60 heures. Dans les expériences témoin les racines tendent à reprendre leur croissance de haut en bas ; elles demeurent horizontales lorsque la réponse géotropique est inhibée. Keitt travaille sur un milieu gélosé à 1 % tamponné à pH 7. L'AαNP est incorporé sous forme d'une solution de sel potassique. Dans chaque essai les plantules sont disposées sur deux rangs et alignées grâce à des bandelettes de papier collées sur le fond du récipient. Un enregistrement photographique (103) facilite les déterminations qui sont exprimées en degré de courbure par minute ; les expériences peuvent durer 24 heures.

A la concentration de 10^{-5} M l'AαNP provoque une perte totale de la sensibilité géotropique.

16 – *Expériences de* Cowing *et* Leeper (1960)

Cowing et Leeper (45) signalent que les racines de plantules d'*Helianthus annuus* et de blé cultivées sur vermiculite se développent de bas en haut à la suite d'un traitement par l'AαNP ; ce traitement n'est d'ailleurs pas précisé. Dans leurs cultures le sens de croissance de la partie aérienne n'est pas inversé mais les tigelles sont plus ou moins vrillées.

17 – *Expériences de* de Bois, Bottelier et Zandee (1960)

Les chercheurs néerlandais ont étudié l'interaction de l'ABIA et de l'AαNP sur des coléoptiles d'avoine décapités, traités par immersion pendant 75 minutes dans des solutions contenant des concentrations variables des deux acides (12).

Ces auteurs ont préalablement déterminé que la concentration optimale en ABIA

Source : MNHN, Paris

pour stimuler la réponse géotropique des coléoptiles était de 0,10 mg/l (0,10 ppm). Ils ont poursuivi leurs expériences sur des séries de solutions mixtes dont seule la teneur en AαNP était variable alors que la teneur en AB1A demeurait constante et correspondait soit à une dose sous-optimale soit à une dose supra-optimale.

Lorsque les solutions dans lesquelles on immerge les coléoptiles sont sous-optimales en AB1A, la réponse géotropique est inhibée par l'AαNP quelle qu'en soit la concentration.

Lorsque les solutions sont supra-optimales, de faibles concentrations en AαNP provoquent une stimulation de la réponse géotropique alors que celle-ci est inhibée à des concentrations élevées. C'est ainsi que les courbes degré de courbure = f (log. concentration en AαNP) établies pour des concentrations supra-optimales données (0,40 mg/l par ex.) ont un profil en cloche.

18 – *Expériences de* Schrank (1961)

Une étude sur le développement et la réponse géotropique de coléoptiles d'avoine traitées par l'AαNP est due à Schrank (126).

Les essais ont notamment porté sur des segments apicaux de 15 mm de long (apex intact) prélevés dans des lots cultivés sur eau distillée (164). Ces segments sont maintenus verticalement sur des supports spéciaux (124), la partie basale étant seule en contact et pendant 2 heures avec une solution aqueuse de α-naphtyl-phtalamate de potassium préparé selon la méthode de Te-May Tsou Ching et coll. (146). On place ensuite les segments dans la position horizontale et on détermine les courbures géotropiques sur des négatifs photographiques. Chaque détermination comporte au moins 18 répétitions. Toute l'expérimentation s'est déroulée à 22°C ± 1.

Des solutions 10^{-4} et 10^{-5} M exercent une action inhibitrice sur la réponse géotropique négative des fractions de coléoptiles. Une solution 10^{-7} M exerce cependant un effet légèrement stimulant et il en est de même pour une solution 10^{-8} M à condition toutefois de limiter les expériences à 90 minutes.

19 – *Expériences de* Libbert *et* Steyer (1963)

L'action de l'AαNP sur le géotropisme a été étudiée par Libbert et Steyer (83) en injectant à des coléoptiles d'avoine 0,2 cm^3 d'une solution aqueuse de la substance. L'injection est pratiquée entre la première feuille et le coléoptile, 2 mm en dessous de l'apex, soit avant, soit après une stimulation de 30 minutes. L'inhibition est nettement plus marquée lorsque l'injection suit la stimulation. Elle est alors très importante à 10^{-5} M et presque totale à 10^{-4} M.

2. — AUTRES ACTIONS DES ACIDES ARYL-PHTALAMIQUES SUR LES VÉGÉTAUX

21 – *Action sur la croissance linéaire*

211 – Morgan et Soding (96) ont analysé par les méthodes classiques de dosage biologique des auxines l'influence de l'AαNP sur la croissance linéaire de coléoptiles d'avoine, traités soit par immersion, soit par diffusion à partir de blocs de gélose.

Une légère stimulation de la croissance a été observée sur des segments sous-apicaux de 3 mm traités en immersion par l'AαNP seul (concentration de 1 à 100 ppm) ou en association avec l'AB1A (0,1 et 1 ppm pour l'AB1A, 5 ppm pour l'AαNP). Dans les mêmes conditions de concentration c'est au contraire une inhibition de la croissance que l'on constate lorsque les acides sont administrés à partir d'un bloc de gélose placé sur l'extrémité apicale d'un segment de coléoptile de 10 mm.

212 – De Boois, Bottelier et Zandee (12) ont aussi étudié l'action de l'AαNP associé à l'AB1A sur la croissance linéaire de coléoptiles d'avoine décapités. Après détermination de la concentration optimale en AB1A, soit 0,25 mg/l (0,25 ppm), ils ont examiné le développement de coléptiles traités en immersion par des solutions contenant une concentration fixe en AB1A et des teneurs variables en AαNP.

Lorsque la concentration en AB1A est sous-optimale, la croissance des coléoptiles est inférieure à celle des témoins et d'autant plus que la teneur AαNP s'élève.

Source : MNHN, Paris

Lorsque la concentration en ABIA est supra-optimale on enregistre une légère stimulation pour les faibles teneurs en AαNP (ordre de 0,1 ppm), puis, une inhibition qui s'accentue tandis que la teneur en AαNP s'élève. L'action de l'AαNP sur la croissance linéaire du coléoptile d'avoine est donc fondamentalement la même que sur le géotropisme (17) mais la valeur de la concentration optimale en ABIA est différente dans les 2 phénomènes.

Les auteurs néerlandais ont donc confirmé les observations de ANKER (3), qui avait déjà remarqué que la concentration en ABIA optimale relativement à la réponse géotropique du coléoptile d'avoine était inférieure à la concentration optimale correspondant à la croissance linéaire.

On comprend ainsi comment une variation de teneur en auxine peut affecter différemment les deux phénomènes.

213 – Deux séries de tests ont été utilisés par SCHRANK (126) pour déterminer l'effet de l'AαNP sur la croissance linéaire des coléoptiles d'avoine. Dans l'une les expériences portent sur les segments apicaux de 15 mm de long traités par trempage de leur partie basale (cf. 18), dans l'autre on observe le développement de segments sous-apicaux de 5 mm traités par immersion.

Avec le test sur segments apicaux, SCHRANK a effectué les observations suivantes :

— aux concentrations de 10^{-7} M et 10^{-6} M, l'AαNP n'exerce aucune action ;

— à 10^{-5} M la croissance est stimulée pendant les 24 heures de l'expérience ;

— à 10^{-4} M la croissance est stimulée pendant les 6 premières heures puis inhibée ;

— pour des concentrations supérieures à 10^{-4} M la croissance du coléoptile est inhibée.

Les segments sous-apicaux ont été traités par l'AαNP seul ou associé à l'ABIA. Quand l'AαNP agit seul à 10^{-5} M il n'y a aucune action et à 10^{-4} M on observe une légère inhibition. En association avec l'ABIA l'orientation du phénomène dépend de la concentration de l'une et l'autre substance :

— si la concentration en ABIA est de 0,01 mg/l et la concentration en AαNP 10^{-5} M, il y a stimulation de croissance ;

— avec 0,1 mg/l d'ABIA et 10^{-5} M ou 10^{-6} M en AαNP, il y a encore stimulation ;

— avec 1 mg/l en ABIA, les concentrations en AαNP supérieures à 10^{-7} M provoquent une inhibition de la croissance d'autant plus marquée que la teneur en acide est élevée.

214 – Il semble que, postérieurement au premier mémoire de MENTZER et coll. (90), COWING et LEEPER (45) aient été les seuls à publier des résultats obtenus en soumettant des solutions d'acides N-aryl-phtalamiques au test « *Pisum* ». Ces essais ont été effectués d'après une technique inspirée de KENT et GORTNER (76), avec des solutions titrant 10 ppm ou 200 ppm de produit. Les résultats que nous rapportons ci-après expriment le pourcentage de l'activité de l'acide α-naphtalène-acétique soumis au même test avec les mêmes concentrations :

	10 ppm	200 ppm
Acide N-(chloro-2 phényl)-phtalamique	0	0
Acide α-naphtyl-phtalamique	3	9

Une très faible activité de l'AαNP est donc décelable par le test « *Pisum* ».

215 – En résumé, dans certaines conditions, le représentant le plus actif de la série, l'acide α-naphtyl-phtalamique exerce une légère stimulation sur la croissance linéaire lorsqu'il est appliqué seul mais l'amplitude de cette stimulation ne justifie pas qu'on le considère comme une substance auxinomimétique.

22 – *Action histogène*

L'AαNP est le seul des acides aryl-phtalamiques qui ait fait, à notre connaissance, l'objet de recherches concernant l'action histogène.

Source : MNHN, Paris

Sur des cultures de tissus capables de proliférer en l'absence de substances de division (carotte, crowngall, scorsonère), effectuées selon la technique de GAUTHERET (41), l'AαNP exerce une action inhibitrice très nette à la concentration de 10^{-5} et presque totale à 10^{-4}. Il n'a aucune action sur les tissus incapables de proliférer sans auxine comme le parenchyme vasculaire de topinambour.

En présence d'ABIA à diverses concentrations (10^{-8} à 10^{-5}) dans des cultures de topinambour, l'AαNP provoque une déviation des phénomènes histologiques déterminés par l'auxine lorsque la teneur du milieu dépasse 10^{-6}. Cette déviation qui se manifeste par la formation d'îlots libériens entourés de cellules ligneuses s'accentue lorsque la teneur en AαNP augmente (42).

23 – *Action sur le phototropisme*

NETIEN et CANILLOT (99) ont observé une inhibition du phototropisme de plantules de quelques dicotylédones issues de graines trempées pendant 24 heures dans des solutions d'α-naphtyl-phtalamate de potassium 10^{-3} à 10^{-6} M et mises à germer sur coton humide (*Evrum lens*, *Vicia sativa*, *Pisum sativum*, *Sinapis alba*, *Raphanus raphanistrum*, *Lepidium sativum*, *Brassica napus*, *Helianthus annuus*). Dans ces conditions les tigelles ne se courbent plus vers la source lumineuse mais se développent verticalement ou s'inclinent dans une direction quelconque.

Des résultats semblables ont été obtenus par JONES et coll. (67) avec des cultures de colza et de seigle traitées par de l'acide N-(α-naphtyl)-phtalamique, de l'acide N-(para-chlorophényl)-phtalamique ou de l'acide N-(dichloro-2,4 phényl)-phtalamique. Dans ce cas, les graines germent directement sur du sable imprégné d'une solution contenant de 5 à 20 ppm du sel sodique de la substance à tester. Ainsi que le montre le tableau II, les 3 produits essayés agissent sur la réponse géotropique des racines des deux espèces mais il n'y a pas de corrélation apparente avec l'action sur la réponse phototropique des tigelles correspondantes.

TABLEAU II

Acide	Action sur le géotropisme		Action sur le phototropisme	
	colza	seigle	colza	seigle
α-naphtyl-phtalamique	+	+	+	+
N-(chloro-4 phényl)-phtalamique	+	+	0	+
N-(dichloro-2, 4 phényl)-phtalamique	+	+	+	0

SCHRANK (126) a étudié la réaction phototropique de coléoptiles d'avoine dont la partie inférieure a été maintenue pendant 2 heures dans une solution d'AαNP. Pour des concentrations de 10^{-7}, 10^{-6} et 10^{-5} M une légère stimulation a été observée, alors qu'à 10^{-4} M la réponse phototropique est inhibée. On remarquera que pour cette concentration la réponse géotropique est également inhibée.

24 – *Action sur la germination*

La germination de monocotylédones (blé, avoine, maïs) et de dicotylédones (lentille, vesce, pois) est retardée par un trempage des graines dans une solution aqueuse d'AαNP (99).

Un test de germination a été proposé par JONES et coll. (66) pour évaluer l'action inhibitrice de diverses substances dont la série d'acides N-aryl-phtalamiques indiquée en 12.

Dans ce test des graines de colza et de seigle sont mises à germer sur gélose et, après sélection, transférées sur une solution gélosée contenant de 1 à 50 ppm d'aryl-phtalamate de sodium. Pour une concentration donnée, les substances qui déterminent une inhibition de la germination telle que plus de la moitié des racines est de longueur inférieure à 50 % de la longueur moyenne des témoins, sont considérées comme « très actives » et annotées « ++ ». Si plus de la moitié des racines est de

Source : MNHN, Paris

longueur inférieure à 80 % de la longueur moyenne des témoins, la substance est considérée comme « active » et annotée « + ». S'il n'y a pas d'inhibition, la substance est annotée « — ».

D'après ce critère, l'AαNP est le composé le plus actif et l'acide N-phényl-phtalamique est le moins actif.

25 – *Action rhizogène*

L'emploi d'acides N-aryl-phtalamiques a été préconisé par Smith et Hoffmann (133) pour favoriser l'enracinement de boutures.

26 – *Action sur la formation des fruits*

Dès 1951, Smith et Hoffmann (132) ont breveté, pour la United States Rubber Cº, huit acides N-aryl-phtalamiques dont l'action provoque la formation de fruits sans graines (*). Dans ces composés le substituant à l'azote R est l'un des radicaux suivants : phényle, méta-nitrophényle, paranitrophényle, chloro-4 orthototyle, α-naphtyle, chloro-4 phényle, méthyle et α-naphtyle, β-naphtyle. Le même brevet couvre l'utillsation pour le forçage des fruits d'acides N-aryl-phtalamiques (*) dont le substituant à l'azote peut être : méta-chlorophényle, ortho-chlorophényle, dichloro-2,5 phényle, trichloro-2,4,5 phényle, bromo-4 phényle, ortho-nitrophényle, méta-tolyle, ortho-tolyle, para-tolyle, α-naphtyle.

Une amélioration très sensible de la floraison des tomates et, corrélativement, des récoltes plus abondantes sont obtenues par des pulvérisations de solutions contenant de 200 à 400 ppm d'AαNP (95, 156) ou d'autres acides N-aryl-phtalamiques (148), principalement d'acide N-(méthyl-3 phényl)-phtalamique (27, 48, 128, 129, 147, 148, 165).

De tels traitements activent la maturation des tomates et améliorent la présentation des fruits, leur conservation (72, 159) et leur tenue au cours de la cueillette mécanisée (156). La production de cerises (167) et de haricots de Lima (112) est améliorée dans des conditions semblables et la fructification de certaines variétés de raisins a pu être modifiée par application d'acide N-(chloro-2 phényl)-phtalamique (158). De meilleures récoltes sont obtenues lorsqu'on procède à l'éclaircissage des pêchers (33, 86) et des abricotiers (163) en pulvérisant les arbres au moment de la floraison avec des sels d'acide AαNP. En poussant ce procédé à l'extrême, on évite la formation des fruits des espèces ornementales *Malus purpurea* et *Acer platanoïdes* (22).

On a enregistré cependant un échec lorsqu'on a voulu réaliser le forçage d'ananas avec des acides N-aryl-phtalamiques (28).

27 – *Action en tant que facteur d'abscission*

Certains acides aryl-phtalamiques agissent sur l'évolution de la zone d'abscission au niveau de laquelle les feuilles et les fruits se détachent de la base de leur pédoncule. Cette propriété a été exploitée par Smith et Hoffmann qui ont breveté (133) une série de composés utilisables pour la défoliation des végétaux en grande culture. Le brevet couvre l'AαNP et les homologues correspondant aux radicaux suivants : ortho-nitrophényle, chloro-4 ortho-tolyle, chloro-4 phényle, dichloro-2,5 phényle (**). Les opérations de défoliation s'effectuent avec des solutions titrant 2 000 ppm de principe actif, ce qui est une dose phyto-toxique pour plusieurs produits de la série (dérivés para-chloro, para-bromo et para-nitrophényle).

L'utilisation des facteurs d'abscission est délicate car selon la nature des traitements que l'on fait subir aux végétaux on retarde ou favorise la chute des feuilles ou des fruits. C'est ainsi que par des applications appropriées d'AαNP on peut soit retarder la chute de fruits (133), pommes ou poires (***) par exemple (51), soit réaliser la défollation chimique de cultures de coton (111). L'action de l'AαNP en tant que facteur d'abscission a encore été expérimentée sur pêcher (161) et sur haricots.

(*) Des effets semblables sont provoqués par des N-aryl-phtalimides de la même série faisant l'objet d'un brevet distinct (131).

(**) Des effets semblables sont provoqués par des N-aryl-phtalimides de la même série (131).

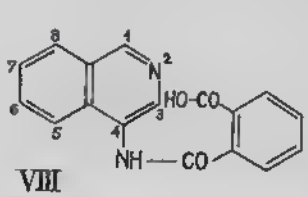
(***) En mélange avec de l'acide trichloro-3, 4, 5, phénoxypropionique.

Source : MNHN, Paris

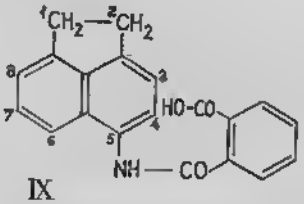
28 – *Action sur la dominance apicale de certaines plantes*

281 – Au centre de recherches agricoles de Beltsville, dans le Maryland, 64 composés ont été essayés afin de déterminer leur action sur le développement de plantules de haricots de la variété *Pinto* (93). Parmi ces composés figuraient une vingtaine d'acides N-aryl-phtalamiques dont neuf d'entre eux seulement sur la totalité des substances expérimentées devaient s'avérer actifs ; ce sont :

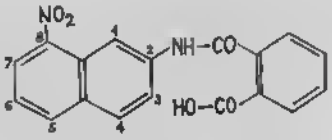
l'acide N-(napbtyl-1)-phtalamique
l'acide N-(nitro-2 naphtyl-1)-phtalamique
» N-(nitro-3 naphtyl-1)-phtalamique
» N-(nitro-4 naphtyl-1)-phtalamique
» N-(isoquinolyl-4)-phtalamique (VIII)
» N-(acénaphtényl-5)-phtalamique (IX)
» N-(nitro-4 naphtyl-2)-phtalamique
» N-(nitro-7 naphtyl-2)-phtalamique
» N-(nitro-8 naphtyl-2)-phtalamique (X)



VIII



IX



X

L'application de ces substances a provoqué à divers degrés les phénomènes suivants :

— soit un arrêt du développement de la feuille trifoliée du bourgeon terminal et l'épinastie des premières feuilles ;

— soit la formation d'une « zone d'abscission » au niveau du bourgeon terminal suivie de la chute de celui-ci en même temps qu'une accélération des bourgeons latéraux ;

— soit, pour des doses élevées, le flétrissement du bourgeon terminal sans abscission et un arrêt de croissance des bourgeons latéraux.

Précisons que les acides aryl-phtalamiques ont été appliqués par contact direct au moyen d'une pâte à base de lanoline correspondant en volume à la moitié d'un grain de blé ou en irriguant le sol au pied des plantes avec des solutions aqueuses de sels sodiques. Les prises d'essai étaient de 125γg lorsque l'application se faisait sur les tiges sous forme d'un anneau de quelques mm de large situé dans la partie médiane du premier entrenœud, de 65γg lorsque la pâte était appliquée sur les hypocotyles à 1 cm au-dessous des cotylédons. Dans certaines expériences la pâte de lanoline contenant 125γg de produit était étalée sur la face supérieure d'une feuille, près du pétiole de manière à recouvrir environ 1 cm².

On notera :

— que de tels traitements provoquent une augmentation très sensible du poids des parties aériennes de la plante ;

— que les phénomènes déclenchés par les acides aryl-phtalamiques sont nettement moins accusés lorsque l'application est faite sur les feuilles ;

— qu'aucune corrélation n'a été observée entre les différentes manifestations provoquées par chaque produit, la substance inhibant le plus fortement la croissance du bourgeon terminal n'étant pas nécessairement celle qui provoquait le développement le plus rapide d'une zone d'abscission.

282 – Antérieurement à ces travaux, Moroan (97), en supprimant le bourgeon terminal de plantules de pois (*Pisum sativum* var. *Alaska*) et de haricots (*Phaseolus vulgaris* var. *Masterpiece*), avait provoqué le développement de bourgeons axillaires. Il avait ensuite inhibé cette formation de bourgeons axillaires en plaçant un tampon de lanoline imprégné de 1 % d'ABIA sur l'incision.

Source MNHN, Paris

Enfin, dans une troisième série d'essais, portant sur des pieds décapités et traités par l'ABIA, il avait rétabli la croissance des bourgeons axillaires en pratiquant une annélation avec une pâte de lanoline à 0,4 % d'AαNP entre l'incision et les premières feuilles.

Par la technique autoradiographique, Morgan a en outre montré que le déplacement basipète d'ABIA marqué était bloqué sensiblement au niveau de l'anneau de lanoline imprégnée d'AαNP. Il en a déduit que l'AαNP n'agissait pas en antagoniste de l'ABIA au niveau des bourgeons mais intervenait essentiellement en modifiant la distribution de l'auxine dans la plante.

29 – *Action phytotoxique*

Avant que Smith et Hoffmann ne couvrent par un brevet en 1955 l'utilisation des acides N-aryl-phtalamiques à des concentrations supérieures à 2 000 ppm comme désherbant (132), de nombreuses applications du pouvoir herbicide de l'acide AαPN ont été signalées aux États-Unis (1, 2, 32, 34, 37, 40, 79, 80, 85, 157).

Par la suite, Smith en collaboration avec Feldman et Stones, ont breveté diverses formules de désherbants à base soit d'AαNP (135, 136), soit d'acide N-(α-naphtyl)-monochloro-phtalamique ou N-(α-naphtyl)-dichloro-phtalamique (134, 138). Ces auteurs ont en outre publié une étude sur la diffusion dans le sol de l'AαNP lors d'essais de désherbage (137).

Administré le plus souvent avant la germination, l'AαNP s'est avéré un efficace désherbant de cultures maraîchères (2, 88, 121, 143, 157) et en particulier pour les haricots (140), les pommes de terre (150), les patates douces (20, 149), l'ail (140), les oignons (37, 105), les tomates (37) et les diverses cucurbitacées comestibles (10, 37, 40, 79, 80, 85, 95, 140, 141).

Il faut encore noter les résultats intéressants obtenus avec des cultures industrielles de soja (23, 98, 139), de coton (34, 113), de maïs (1), de canne à sucre (9). La spécificité de l'AαNP a été étudiée en vue de déterminer la tolérance de plantes de couverture (21) au désherbage chimique et pour réaliser la destruction systématique d'*Agrostis* (19, 38, 53, 59, 62, 78, 130, 144). Quelques déboires sont signalés, notamment pour le désherbage de cultures de fraises et de mûres dont la taille moyenne est diminuée (73).

29 *bis* – *Remarques sur les propriétés des acides N-aryl-phtalamiques*

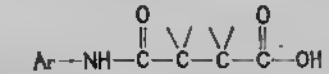
Si les acides N-aryl-phtalamiques ne peuvent être considérés comme des substances auxinomimétiques les effets que ces composés provoquent se situent là où l'auxine déclenche et régularise les phénomènes essentiels de la vie des plantes. En récapitulant les propriétés des acides N-aryl-phtalamiques on retrouve presque intégralement l'énumération faite par Heslop Harrison (59) des principales manifestations de l'activité auxinique.

Ainsi, sans s'apparenter par ses propriétés à un groupe de substances auxinomimétiques et sans exercer un antagonisme strict (5) avec l'ABIA, les acides N-aryl-phtalamiques interviennent dans la plupart des phénomènes régis par l'auxine.

3. — RELATIONS ENTRE LA CONSTITUTION CHIMIQUE DES ACIDES ARYL-PHTALAMIQUES ET LEUR ACTIVITÉ SUR LE GÉOTROPISME

31 – *Spécificité des acides aryl-phtalamiques*

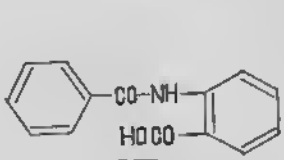
Mentzer et coll. (90) ont montré que l'activité des amides aromatiques sur le géotropisme des racines de lentilles était spécifiquement liée à l'enchaînement (XI).



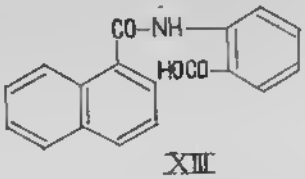
XI

Source : MNHN, Paris

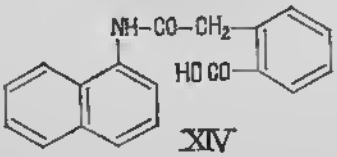
Une modification quelconque dans cet enchaînement se traduit par la perte d'activité. C'est ainsi que les acides N-(benzoyl)-anthranilique (XII), N-(naphtoyl-1)-antbranilique (XIII), N-(naphtyl-1)-homophtalamique (XIV), l'amide N-(naphtyl-1)-salicylique (XV) et la N-(benzoyl)-α-naphtylamine (XVI) n'ont aucune activité.



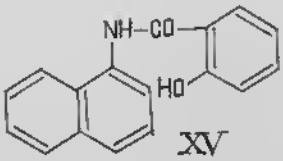
XII



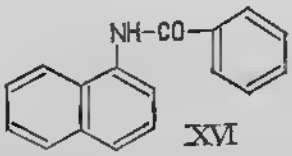
XIII



XIV



XV

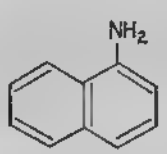


XVI

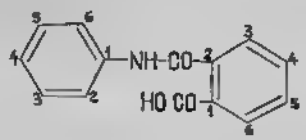
D'autre part, en prenant en considération le taux de racines dont le géotropisme est perturbé et la dilution limite pour laquelle le phénomène est encore décelable, ce groupe de chercheurs a examiné systématiquement l'influence de la fraction amine et de la fraction acide d'un nombre important de composés.

32 – *Influence de la fraction amine*

Dans les séries des acides N-phényl et N-naphtyl-phtalamiques, les composés les plus actifs correspondent aux naphtylamines non substituées : le dérivé α (ou amino-1) ayant sensiblement la même activité que le dérivé β (ou amino-2) ; le dérivé le moins actif est l'acide N-phényl-phtalamique (XVII).



α–naphtylamine



XVII

En faisant réagir sur l'anhydride phtalique des anilines diversement substituées par Cl, Br, F, CH_3, CF_3, on obtient des produits dont l'activité est intermédiaire.

Le tableau III suivant, établi d'après des déterminations de Daubigny (31), permet de comparer l'activité de quelques acides N-aryl-phtalamiques sur le géotropisme de racines de lentilles.

Rappelons qu'avec leur test sur racines de colza et de seigle, Jones, Metcalfe et Sexton (67) ont obtenu des résultats semblables : l'AαNP s'est avéré plus actif que les acides N-phényl-phtalamiques substitués alors que l'acide N-phényl-phtalamique a été sans action à la concentration de 10 ppm.

Des composés d'activité moyenne sur les racines de lentilles ont été préparés à partir des amines que nous indiquons ci-après (92) :

chloro-2 phénylamine

chloro-3 bromo-4 phénylamine

Source : MNHN, Paris

bromo-4 phénylamine
fluoro-2 phénylamine
fluoro-4 phénylamine
trifluorométhyl-3 phénylamine
trifluorométhyl-3 fluoro-4 phénylamine
chloro-2 trifluorométhyl-5 phénylamine
bromo-2 trifluorométhyl-5 phénylamine
fluoro-2 trifluorométhyl-5 phénylamine.

TABLEAU III

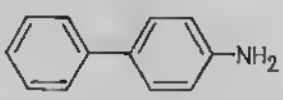
% de racines de lentilles à géotropisme perturbé (*) = f
(concentration en acide N-aryl-phtalamique)

Acides	10^{-3} M	10^{-4} M	10^{-5} M	10^{-6} M
N-(β naphtyl)-phtalamique	34,6	29,8	18,6	4,4
N-(α-naphtyl)-phtalamique	33,3	26,7	6,7	4
N-(α-naphtyl)-chloro-4 phtalamique	30,7	36	16,7	1,3
N-(diméthyl-3, 4 phényl)-phtalamique	32	33,3	2,7	0
N-(dichloro-2, 5 phényl)-phtalamique	26	23,3	10,7	0
N-(dichloro-3, 4 phényl)-phtalamique	23,3	16	4,7	0
N-(diméthyl-2, 4 phényl)-phtalamique	26	17,7	1,3	0
N-(diméthyl-2, 3 phényl)-phtalamique	30,7	12	0,7	0
N-(chloro-4 phényl)-phtalamique	26	16	0,7	0
N-(diméthyl-2, 5 phényl)-phtalamique	24,7	14,7	0,7	0
N-(méthyl-2 chloro-4 phényl)-phtalamique	25,3	14	0	0
N-(méthoxy-2 chloro-4 phényl)-phtalamique	21,3	7,3	0	0
N-(trichloro-2, 4, 5 phényl)-phtalamique	22,7	7,3	0	0
N-(phényl)-phtalamique	11,3	0,7	0	0

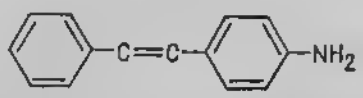
(*) Moyennes de 3 essais portant chacun sur 50 lentilles.

Divers systèmes cycliques donnent des produits plus ou moins actifs mais dont l'activité est inférieure à celle des acides N-naphtyl-phtalamiques. Ont été en particulier utilisés pour la préparation de ces acides aryl-phtalamiques (4) :

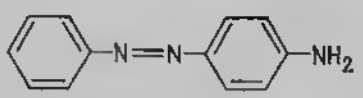
L'amino-4 diphényle



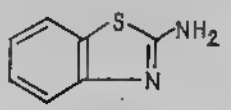
L'amino-4 stilbène



L'amino-4 azobenzène

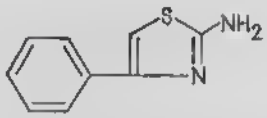


L'amino-2 benzothiazole

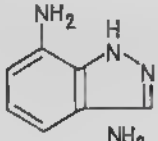


Source . MNHN, Paris

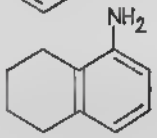
L'amino-2 phényl-4 thiazole



L'amino-7 benzopyrazole



L'amino-1 tétrahydro-5,6,7,8 naphtalène



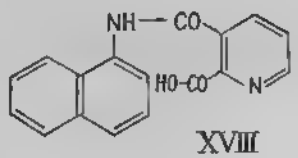
De l'ensemble des résultats exposés ci-dessus on ne peut dégager de règle permettant de déterminer a priori qu'une molécule sera plus particulièrement active si elle possède tel ou tel substituant. On remarquera cependant que la fixation d'un chlore en 4 sur le phényle de la molécule d'acide N-phényl-phtalamique suffit pour élever très nettement son activité physiologique. Il est encore à noter qu'en fixant un groupement sulfamide $-SO_2NH_2$ ou nitro $-NO_2$ en 4 du même phényle on a obtenu des produits dont l'absence d'activité a été vérifiée respectivement sur racines de lentilles (90) et sur racines de colza ou de seigle (67).

33 – *Influence de la fraction acide*

La fraction acide se prête à moins de modifications que la fraction amine et une série relativement peu importante d'essais a pu conduire à des constatations fondamentales.

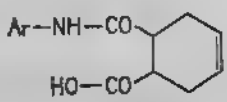
La substitution d'un hydrogène par un chlore ou groupement nitro n'apporte pas de variation très sensible de l'activité alors qu'une molécule complètement substituée comme l'anhydre tétrabromo-3,4,5,6 phtalique donne des produits inactifs.

Le fait que la N- (naphtyl-1) carboxy-2 nicotinamide (XVIII) est active (4) montre que le noyau benzénique peut être remplacé par un hétérocycle isostère tel que la pyridine.

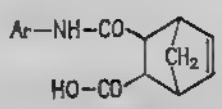


XVIII

Quand le cycle perd son caractère aromatique, l'activité peut disparaître totalement. C'est ainsi que les aryl-amides correspondant à l'acide tétrahydro-1,2,3,6 phtalique (XIX) (31) et à l'acide endométhylène tétrahydro-1,2,3,6 phtalique (XX) (90) sont dépourvues d'activité.



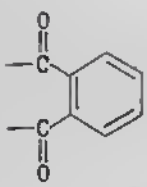
XIX



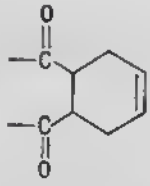
XX

Cette absence d'activité des molécules comportant un cycle partiellement saturé semblait impliquer que la spécificité des aryl-phtalamates était liée à la planéité de la fraction acide jusqu'au niveau des carbonyles. En effet dans les modèles moléculaires des acides tétrahydrogénés on constate une importante distorsion du cycle.

Source : MNHN, Paris

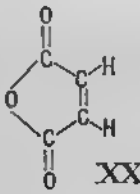


Tous les carbones sont dans le même plan.

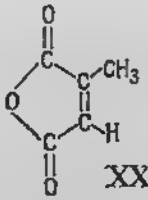


Le cycle n'est pas plan.

Comme il a été en outre vérifié que les anhydrides maléïque (XXI) (82) et méthylmaléïque (XXII) (90) forment avec les naphtylamines des composés exerçant une

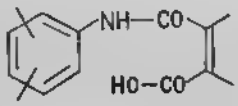


XXI



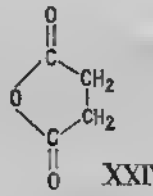
XXII

certaine activité sur la réponse géotropique des racines de lentilles (*), il devenait possible de réduire la condition de planéité au groupement constitué par les deux carbonyles et la double liaison. On pouvait alors envisager que, pour qu'une molécule soit active, il suffisait qu'elle corresponde à la représentation schématique XXIII.

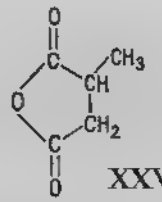


XXIII

Cependant cette règle ne s'applique ni aux produits formés à partir des naphtylamines et des anhydrides succinique (XXIV) (82) ou méthylsuccinique (XXV) (90) qui sont quelque peu actifs (*), ni à l'acide N-(chloro-4 phényl) tétrahydro-1,2,3,6 phtalamique dont l'activité est sensiblement égale à celle de l'acide N-(chloro-4 phényl)-phtalamique (82).



XXIV



XXV

Ainsi, bien que l'orientation des carbonyles dans la molécule semble déterminante, nous ne pouvons pas prévoir, grâce à une règle simple, si un produit sera actif ou pas.

(*) Le pourcentage de racines de lentilles inversées par les acides N- (α-naphtyl)-maléïque et N- (α-naphtyl)-succinique sont respectivement :

— à la concentration 10^{-2}M : 3,3 % et 9,7 % ;
— à la concentration 10^{-3}M : 0,7 % et 2 % ;
— il n'y a aucune activité à 10^{-4}.

Source · MNHN, Paris

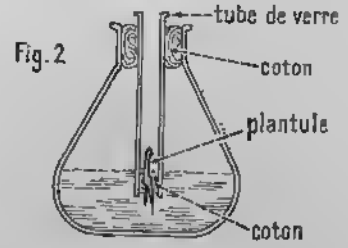
4. — SUBSTANCES AUTRES QUE LES ACIDES N-ARYL-PHTALAMIQUES SUSCEPTIBLES DE MODIFIER LE GÉOTROPISME DE VÉGÉTAUX

Certaines substances susceptibles de provoquer des modifications de géotropisme peuvent être classées à la fois en fonction de leur constitution et de leurs propriétés physiologiques mais le classement par groupe chimique demeure le seul possible pour quelques séries de produits.

41 – *Auxine*

Depuis les travaux de von Witsch (154) en 1934, on sait qu'un traitement par l'auxine peut inhiber la réaction géotropique négative de jeunes tiges, mais les expériences de Geiger-Huber et Huber (43) ont été particulièrement démonstratives. Ces derniers ont fait subir une rotation de 90° à un semis de courges de manière à ce que les jeunes tiges se trouvent à l'horizontale. Après avoir traité la moitié du lot par de l'ABIA, ils constatèrent que les tiges des plantules témoin se redressaient et tendaient à reprendre une croissance verticale de bas en haut alors que les autres s'inclinaient vers le sol.

La réaction géotropique négative de tigelles de riz est également inversée dans une proportion supérieure de 60 % si la germination des graines s'effectue sur un milieu liquide contenant 10^{-3} M d'ABIA comme dans les expériences de Roberts (114) (fig. 2).



Mlle Bulard (18) a obtenu une spectaculaire inversion du géotropisme de racines en faisant germer des graines de *Thuya orientalis* dans du sable stérile arrosé avec des solutions d'ABIA de différentes concentrations. Dans ces conditions les racines émergent du sable et poussent verticalement de bas en haut. Les résultats rapportés dans le tableau IV font apparaître que l'inversion se produit déjà avec une concentration en ABIA de 1 mg/l.

TABLEAU IV

% d'inversion = f (concentration en ABIA)

Concentration en mg/l	400	200	100	10	1	0
Expérience à l'obscurité	75	65	45	25	5	0
Expérience à la lumière naturelle	50	30	20	0	0	0

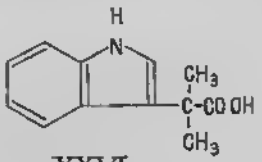
Utilisant un montage grâce auquel le matériel était totalement immergé, Huber (63) détermina que l'inversion de la réponse géotropique d'hypocotyles de *Cucumis sativus* Lin. était provoquée par des solutions d'auxine dont la concentration était supérieure à une limite voisine de 5.10^{-5} g/cm³.

Pour 5 variétés de graines d'*Allium* germées sur un milieu comportant les éléments minéraux de Heller, 5 % de saccharose et 0,7 % de gélose et additionné d'ABIA à la concentration de 10^{-5} à 10^{-4} M, B. M. Johri et coll. (70) ont constaté une inversion du géotropisme des racines, pratiquement totale à 10^{-4} M.

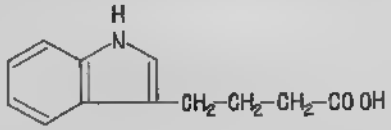
Source : MNHN, Paris

42 – *Homologues de l'acide β-indolyl-acétique*

Dans les expériences de Rufelt (120), les racines de plantules de blé provenant de graines germées sur papier filtre humide (117) subissent une inversion de géotropisme lorsqu'on les trempe préalablement de 3 à 45 minutes dans une solution d'acide (indolyl-3)-2 isobutyrique (XXVI) de concentration égale ou supérieure à 10^{-4} M. D'autre part, les racines de plusieurs variétés d'*Allium* cultivées sur milieu gélosé se développent verticalement de bas en haut lorsque le milieu contient de l'acide β-indolyl-butyrique aux concentrations de 10^{-6} et 10^{-5} M (70) (XXVII).



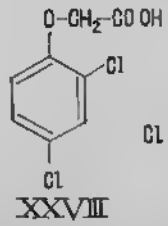
XXVI



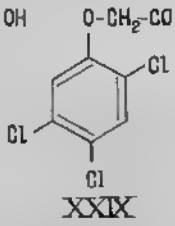
XXVII

43 – *Substances auxinomimétiques typiques*

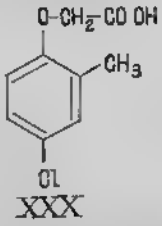
Wurgler (166) a observé que les acides dichloro-2,4 phénoxyacétiques (« 2,4 -D ») (XXVIII), trichloro-2,4,5 phénoxyacétique ou « 2,4,5 - T » (XXIX) et méthyl-2 chloro-4 phénoxyacétique ou « MCPA » (XXX) appliqués, à la dose herbicide, soit par aspersion, soit à l'aide de tampons de lanoline sur les tiges de différentes plantes (du genre *Campanula* notamment) provoquaient l'inclinaison de ces tiges vers le sol.



XXVIII



XXIX

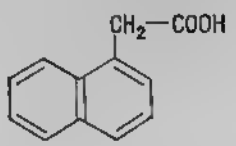


XXX

De même Pilet (107) a provoqué en quelques heures l'inversion géotropique de tiges de *Cirsium arvense* en traitant des plants d'une trentaine de cm de hauteur avec une solution à 2 % de dichloro-2,4 phénoxyacétate de sodium.

L'application au pinceau d'une solution aqueuse de 2,4.D à 2 % sur des tiges de *Cuscuta gronovii* cultivé sur sable humide a permis à Mme Tronchet (151) de déclencher en 6 heures une modification de 180° du sens de développement normal des plantules (celles-ci s'incurvent en forme de U renversé).

On notera encore l'inversion de la réponse géotropique de tigelles de riz cultivé sur un milieu liquide à 10^{-5} M d'acide α-naphtyl-acétique (114) (XXXI) et le géotropisme négatif de racines d'*Allium* germant en présence d'une solution de 2,4 - D à la concentration 10^{-6} M (70).

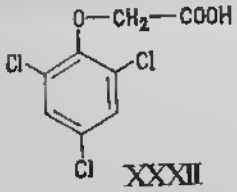


XXXI

44 – *Homologues de substances auxinomimétiques typiques*

L'action inhibitrice de l'acide trichloro-2,4,6 phénoxyacétique (XXXII) a été mise en évidence par Hoffman (61) sur des pieds de tomates d'une vingtaine de cm.

Source : MNHN, Paris

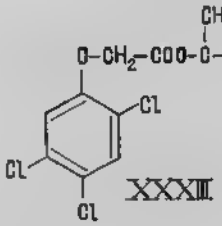


XXXII

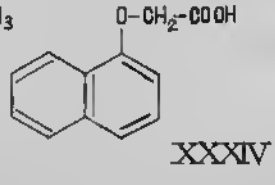
Les 10 cm supérieurs de quelques-uns de ces pieds ont été immergés dans une dispersion aqueuse à 1 000 ppm de l'acide stabilisé par un surfactif (Emulphor EL). Puis ces pieds ont été disposés horizontalement à côté d'une série de témoins. Le développement des pieds traités se poursuit plus ou moins horizontalement alors que chez les témoins les tiges se redressent et tendent à redevenir verticales.

En opérant à une échelle plus réduite, BRUMFIELD (17) a montré que l'acide trichloro-2,4,6 phénoxyacétique inhibait aussi la courbure géotropique des racines de *Phleum pratense* à la concentration de 50 mg/l. L'ingénieux dispositif utilisé pour ces expériences comporte essentiellement un disque de matière plastique de 57 cm de diamètre et 3 mm d'épaisseur posé sur la cavité hémicylindrique d'un socle. La plantule qui se trouve dans un évidement central du disque et sur un support de papier filtre humide peut subir facilement une rotation de 90° lorsqu'on estime son développement suffisant. Deux lamelles de verre collées latéralement sur le disque avec de la graisse siliconée complètent le dispositif. L'expérimentation est suivie par enregistrement photographique.

Au cours de ses travaux sur la germination du riz, ROBERTS (114) a constaté : d'une part que les tigelles s'incurvent vers le sol lorsque la germination s'effectue dans un milieu liquide 10^{-6} M en diméthyl-1,3 butyl ester de l'acide trichloro-2,4,5 phénoxyacétique (XXXIII), d'autre part que l'acide α-naphtoxyacétique (XXXIV) à la concentration de 10^{-4} M provoque une réponse géotropique négative des racines.



XXXIII



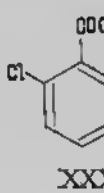
XXXIV

On remarquera que l'acide trichloro-2,4,6 phénoxyacétique et l'acide α-naphtoxyacétique sont généralement considérés comme des substances « antiauxines » et en particulier par les auteurs cités ci-dessus.

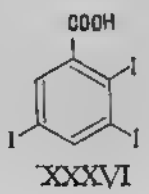
45 – *Effecteurs auxiniques*

Certaines substances que PILET (109) groupe sous le terme de « effecteurs auxiniques » n'ont pas d'action spécifique sur la croissance des organes végétaux mais sont capables de perturber les phénomènes liés à l'activité de l'ABIA. Quelques-unes d'entre elles dont la constitution est nettement différente de celle des substances auxinomimétiques ont permis de modifier la réponse géotropique de divers végétaux.

Les acides benzoïques polyhalogénés forment le groupe d'effecteurs auxiniques le plus utilisé. JONES et coll. (67) ont montré l'action inhibitrice sur le géotropisme



XXXV



XXXVI

Source : MNHN, Paris

des racines de colza et de seigle de l'acide trichloro-2,3,6 benzoïque (XXXV) et de l'acide triodo-2,3,5 benzoïque (XXXVI) à des concentrations de l'ordre de quelques ppm.

Roberts (114) confirme l'activité de l'acide triiodo-2,3,5 benzoïque sur des tigelles de riz mais il n'obtient aux concentrations 10^{-6} et 10^{-7} M qu'un pourcentage d'inversion inférieur à 20 % et il n'observe aucune action sur les racines.

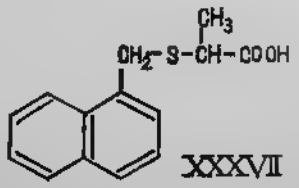
L'inhibition de la réponse géotropique de racines d'avoine, colza, concombre, etc... par l'acide trichloro-2,3,6 benzoïque et l'acide dichloro-2,6 benzoïque à la dose de 10^{-6} à 10^{-4} M a été systématiquement étudiée par van der Beek (152). Les graines sont mises à germer dans un sac de mousseline trempé dans l'eau distillée. Puis elles sont transférées sur de petits cubes d'éponge de cellulose de 1 cm d'arête disposés dans un récipient plat contenant la solution à tester. Après 96 heures à l'obscurité, les plantules sont photographiées sur une plaque de verre et on détermine l'angle formé par le prolongement de l'axe longitudinal de chaque graine et la direction de la moitié apicale du coléoptile correspondant (fig. 3).

Fig.3

L'administration d'acide trichloro-2,4,5 benzoïque ou d'acide dichloro-3,4 benzoïque étant sans effet sur le géotropisme des plantes précitées, incite l'auteur à supposer que l'activité est liée à une substitution en 2,6.

Schrank (124, 125) a également montré l'action inhibitrice de solutions 10^{-3} et 10^{-4} M d'acide trichloro-2,3,6 benzoïque sur la courbure géotropique de segments sous-apicaux de coléoptiles d'avoine.

D'autre part un effet inhibiteur marqué de l'acide α-(naphtyl 1-méthylthio)-propionique (XXXVI) sur la courbure géotropique de racines de pois a été observé par Audus et Brownbridge (7) pour des doses allant de 10 à 100 ppm.



XXXVII

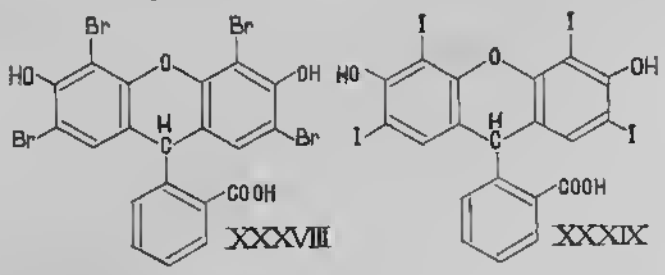
Dans ces expériences les pois germés dans du sable stérile (24 h), sont trempés dans l'eau distillée (24 h) et enfin disposés sur des plaques perforées où ils sont maintenus avec des tampons de coton. Les plaques sont fixées dans des récipients hermétiques contenant les solutions appropriées et que l'on monte sur un clinostat de telle manière qu'à chaque rotation de l'appareil les plantules soient alternativement immergées et aérées. On fait fonctionner le clinostat pour soustraire les plantules à l'action de la gravité pendant qu'elles s'imprègnent des solutions choisies ; on arrête la rotation pour provoquer une stimulation gravitique bien déterminée (40 minutes) puis on fait à nouveau fonctionner l'appareil jusqu'à la fin de l'expérience (8), soit 4 à 5 heures.

46 — *Colorants du groupe des hydroxyphtaléines*

Il revient à Boas et Merkenschlager (11) d'avoir su remarquer dès 1925 que l'éosine (XXXVIII) pouvait inverser la réponse géotropique de racines de diverses plantules en faisant germer des graines dans des boîtes de Pétri sur un lit de papier filtre imprégné d'une solution aqueuse du dérivé potassique du colorant. Ces auteurs constatèrent que l'inhibition était très sensible jusqu'à la dilution de 1/20 000 et était plus particulièrement marquée lorsque les expériences s'effectuaient à l'obscu-

Source : MNHN, Paris

rité. Les essais portaient sur des graines de lin, d'avoine, d'orge, de blé, de moutarde et de lupin.



XXXVIII XXXIX

Takeda (142), en 1929, obtint des résultats comparables avec des plantules de riz et en outre constata que l'homologue iodé de l'éosine ou érythrosine (XXXIX) agissait principalement sur la partie aérienne du végétal.

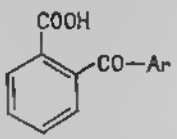
En maintenant dans la sciure de bois humide des graines de *Vicia faba* et de *Pisum sativum* ayant trempé pendant 48 heures dans une solution d'érythrosine à 1/10 000, Boysen-Jensen (14) réussit à faire émerger du milieu des racines qui continuèrent à se développer verticalement. De plus il constata que les racines ayant émergé verticalement ne contenaient pratiquement pas de substances de croissance alors que les autres en contenaient d'autant plus qu'elles se rapprochaient de la position orthotropique.

L'éosine et la fluorescéine figurent parmi les substances essayées avec succès par Jones et coll. (67) pour inhiber la réponse géotropique de racines de seigle et de colza.

Pilet (23) provoque l'inversion de la réponse géotropique des étamines de *Hosta caerulea* Tratt. en répandant sur celles-ci une solution aqueuse d'éosine (sel de potassium) quelques heures avant l'épanouissement de la fleur. Rappelons que les 6 étamines de cette Liliacée ont un géotropisme positif avant l'éclosion et un géotropisme négatif lorsque la fleur est épanouie.

47 — *Série de l'acide benzoyl-2 benzoïque*

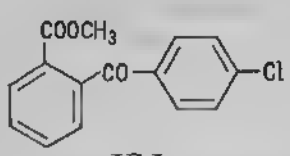
Quelques composés de la série de l'acide benzoyl-2 benzoïque répondant à la formule XL et essayés par Jones et coll. (67) se sont avérés actifs sur la réponse géotropique des racines de plantules de colza et de seigle cultivées sur gélose.



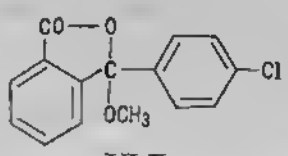
XL

Dans ces produits qui ont été administrés sous forme de sels sodiques à des doses variant de 0,1 à 10 ppm, le substituant Ar correspondait à l'un des radicaux suivants : phényle, chloro-4 phényle, méthyl-3 phényle, paradiphényle, α-naphtyle, dichloro-3,4 phényle.

L'ester méthylique normal de l'acide (chloro-4 benzoyl)-2 benzoïque (XLI) (en dispersion stabilisée par un surfactif) n'a exercé aucune action sur le seigle et le colza



XLI

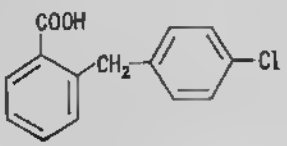


XLII

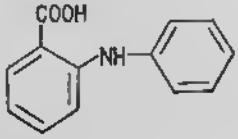
Source : MNHN, Paris

mais le pseudo-ester correspondant (XLII) s'est montré actif à la concentration de 10 ppm.

Deux analogues structuraux de l'acide benzoyl-2 benzoïque, l'acide (chloro-4 benzyl)-benzoïque (XLIII) et l'acide N-(phényl) anthranilique (XLIV) ont manifesté une légère activité vis-à-vis des racines de colza uniquement.



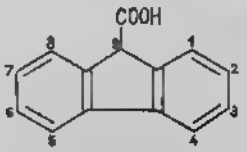
XLIII



XLIV

48 – *Série de l'acide fluorène-carboxylique-9*

Dans le cadre de leurs recherches sur des constituants phytoactifs, Jones, Metcalfe et Sexton ont mis en évidence les propriétés antigéotropiques de l'acide fluorène-carboxylique-9 (XLV) et de plusieurs de ses dérivés (69).



XLV

L'acide fluorène-carboxylique-9, l'acide fluorénol-9-carboxylique-9, ses dérivés nitro-2 ou chloro-4 ainsi que ses esters méthylique et butylique inhibent la réponse géotropique des racines de colza et de seigle soumises au test habituel à des concentrations de 1 à 50 ppm.

49 – *Série des aryl-nitramines*

On doit encore à Jones, Metcalfe et Sexton (68) d'avoir mis en évidence l'activité des aryl-nitramines AR-NH-NO_2 qui sont, à notre connaissance, les seuls composés organiques non carboxylés capables de perturber le géotropisme d'organes végétaux.

Dans cette série, Ar peut être l'un des radicaux suivants : phényle, p-tolyle, o-chlorophényle, p-chlorophényle, dichloro-2,4 phényle, dichloro-3,4 phényle, chloro-2 diméthyl-4,6 phényle, dichloro-4,6 méthyl-2 phényle, bromo-2 diméthyl-4,6 phényle, dibromo-2,6 méthyl-4 phényle, tribromo-2,4,6 phényle, dibromo-2,6 nitro-4 phényle, N-méthyl tribromo-2,4,6 phényle, α-naphtyle.

5. — CONSIDÉRATIONS THÉORIQUES SUR LA PERTURBATION DU GÉOTROPISME DES PLANTES

51 – *Théories fondées exclusivement sur une différence de concentration en acide β-indolyl-acétique*

Lorsqu'en 1945 Geiger-Huber et Huber (43) inhibèrent la réponse géotropique de tigelles de *Cucumis sativum* en les pulvérisant avec une solution d'ABIA, ils ont admis, conformément à la théorie de Cholodny Went, que dans les tissus traités le taux d'ABIA avait dépassé la dose optimale et, qu'en conséquence, la partie aérienne des plantules se comportait comme une racine. Ainsi, en première approximation, on peut expliquer l'inversion géotropique de tiges par l'effet d'une surdose d'auxine appliquée localement. Cette explication demeure apparemment valable

Source : MNHN, Paris

lorsqu'on applique des substances auxinomimétiques de synthèse, telles que le 2,4,-D, ainsi que PILET (107) et Mme TRONCHET (151) l'ont fait respectivement sur *Cirsium arvense* et *Cuscuta gronovii*. De même pour WURGLER (166) « les acides phénoxy-acétiques pénètrent rapidement dans les plantes traitées, y augmentent le taux d'hormones naturelles à un point tel que le géotropisme de la plante est renversé »... « Les courbes s'expliquent par une augmentation considérable des substances de croissance de la tige après le traitement qui la contraint de réagir comme une racine ».

Corrélativement il faut admettre que dans une racine se développant de bas en haut, c'est-à-dire se comportant comme une tige, le taux d'auxine s'est abaissé en dessous de la dose optimale mais demeure suffisant pour que la croissance linéaire persiste. BOYSEN-JENSEN (13) a effectivement observé que la teneur en auxine de la plupart des racines de *Vicia faba* et *Pisum sativum* dont le géotropisme avait été inversé par un traitement à l'érythrosine était nulle, à la sensibilité du test « avoine » près, alors qu'elle était notable dans des racines normales. Pour expliquer l'inversion géotropique de racines de blé provoquée par l'acide (indolyl-3)-2 isobutyrique, RUFELT (120) a supposé que l'abaissement de la teneur en auxine pourrait être dû, soit à une stimulation de l'ABIA oxydase telle que celle induite par l'acide para-chlorophénoxy-isobutyrique (39), soit à une inhibition dans la chaîne métabolique de l'ABIA. RUFELT précise en outre que l'acide (indolyl-3)-2 isobutyrique n'exerce pas une action antagoniste vis-à-vis de l'ABIA car il stimule la croissance linéaire du blé et il n'inhibe pas l'ABIA dans les expériences où les 2 produits peuvent intervenir simultanément.

52 — *Théories dans lesquelles l'acide β-indolyl-acétique n'a plus exclusivement un rôle déterminant*

On pouvait penser que si les substances qui perturbent le géotropisme agissaient exclusivement sur l'ABIA, elles devaient affecter de la même manière la croissance linéaire et la courbure géotropique des organes traités. Or, une absence de corrélation entre les effets provoqués par un traitement à l'acide trichloro-2,4,6 phénoxyacétique a été observée en 1953 par HOFFMAN (61) sur des pieds de tomate et en 1955 par BRUMFIELD (17) sur des racines de *Phleum pratense*.

T. T. CHINO et coll. (146) ont montré qu'un traitement par l'AαNP à la dose de 10^{-3} M provoque l'inhibition quasi totale de la réponse géotropique de plantules de maïs ou de pois dont la croissance linéaire subsiste toutefois dans la proportion de 40 % par rapport à des témoins. Les chercheurs américains en ont déduit que le phénomène global pourrait être déterminé par deux facteurs et que, seul l'un d'eux serait responsable de la courbure géotropique. On peut trouver un argument en faveur de cette hypothèse dans le fait que DE BOOIS et coll. (12) ont confirmé en 1960 que la concentration optimale en ABIA, relativement à la croissance linéaire du coléoptile d'avoine, n'était pas la même que celle déterminée relativement à sa réponse géotropique ce qui inciterait à penser que, dans une certaine mesure du moins, la croissance linéaire et la courbure géotropique relèvent de mécanismes indépendants.

AUDUS et BROWNBRIDGE (6) ont estimé que la croissance dissymétrique d'un organe qui s'incurve ne peut s'expliquer par des différences de teneur en auxine entre les faces supérieure et inférieure de cet organe, telles que celles que BOYSEN-JENSEN a pu mettre en évidence c'est-à-dire d'environ 20 % (13), alors que, théoriquement, un rapport de 1/1 000 pourrait être atteint (*). D'autre part, ils ont constaté que l'acide α-(naphtyl-1 méthylthio) propionique à la dose de 10 ou 30 ppm inhibe la réponse géotropique de racines de pois en même temps qu'il stimule leur croissance linéaire. Ils ont donc interprété ces faits en supposant que l'acide α-(naphtyl-1-méthylthio)-propionique interfère dans la biogenèse ou la distribution d'un inhibiteur de croissance endogène (8), dont l'action déclenchée par le stimulus gravitique s'exercerait dissymétriquement.

BRAUNER et HAGER (15) ont considéré que sous l'influence de la pesanteur un « cofacteur » serait réparti dissymétriquement dans les tissus végétaux mais que la croissance différentielle génératrice de la courbure géotropique ne s'amorcerait qu'en présence d'ABIA. En effet des plantules d'*Helianthus* décapitées et maintenues à

(*) Dans des travaux récents dûs, par exemple, à HERTEL et LEOPOLD (58) ou à LYON (87), l'emploi d'ABIA radioactif n'a permis de mettre en évidence que des différences de concentration peu considérables entre les faces supérieure et inférieure des organes observés.

Source : MNHN, Paris

20° et à l'obscurité pendant 4 jours pour éliminer l'auxine endogène ne répondent alors à une stimulation gravitique que si on leur fournit de l'auxine.

Pilet (108) avait suggéré en 1953 que les granules d'amidon du cytoplasme ou statolithes pourraient être des « récepteurs gravitiques » et la vieille théorie statolithique que lança Haberlandt (50) au début du siècle a été également repensée à la lumière des récentes acquisitions de la physiologie végétale par Brauner (16), Hertel et Leopold (58), Audus (8), ainsi que par Larsen (81). Si Brauner, Audus et Larsen accordent un rôle prépondérant à la sédimentation des granules d'amidon sur les parois cellulaires, Hertel et Leopold proposent un schéma suivant lequel la réponse géotropique résulterait de l'activation par les statolithes de « sites » chimiques répartis dissymétriquement sur la paroi des cellules des zones de courbure. La circulation polarisée de l'ABIA implique d'ailleurs une dissymétrie fonctionnelle des tissus végétaux. Des expériences récentes avec de l'auxine marquée, telles que celles de Pilet (110) sur des tiges de lentilles maintenues verticales mais placées dans un sens ou dans l'autre sont très démonstratives à cet égard.

Quoiqu'il en soit, si l'ABIA apparaît incontestablement comme le matériau indispensable à la formation des courbures géotropiques, la mise en œuvre de ce matériau exige l'intervention d'un deuxième facteur plus ou moins complexe sur lequel s'exerce le stimulus gravitique et dont la nature et le mécanisme restent à préciser.

53 – *Perturbations du géotropisme et circulation de l'acide β-indolyl-acétique*

Des études effectuées par Hay (54) en 1956 ont établi que la circulation d'ABIA dans des segments de tiges de haricots (*Phaseolus vulgaris*, variété *Dwarf Red Kidney*) était inhibée par un traitement au 2,4 -D ou à l'acide triiodo-2,3,5 benzoïque. Le test de courbure de Went a montré que des effets comparables étaient obtenus en pulvérisant 50γg de produit par plantule ou en appliquant sur une incision apicale un bloc de gélose contenant la substance perturbatrice aux concentrations de 0,10 et 100 mg/l soit 4,25 10^{-3} M et 4,25 10^{-4} M.

Une action inhibitrice sur la circulation de l'ABIA dans des tissus de tabac a été mise en évidence la même année par Niedergang-Kamien et Skoog (100) en réalisant des cultures sur milieu de White modifié et additionné d'acide triiodo-2,3,5 benzoïque à la concentration de 10 à 50 mg/l. Ces expériences ont été contrôlées par l'analyse chimique d'extraits de tissus et par le test de Went.

En 1956 également Zwar et Rijven (168) ont démontré que la circulation d'ABIA dans des segments de 5 mm d'hypocotyles de haricots ayant 5 jours de germination était inhibée par plusieurs substances auxinomimétiques ou effecteurs auxiniques. Dans les essais de ces auteurs, les segments sont disposés verticalement sur une plaque de gélose réceptrice, l'ABIA et les divers composés sont administrés par l'intermédiaire de plaques de gélose adhérant à une lame de verre que l'on amène en contact avec la partie supérieure des segments. L'élément supérieur (donneur) est maintenu, d'abord pendant 1 heure pour un prétraitement avec de la gélose contenant l'un des composés dont on étudie l'activité, puis pendant 3 heures avec de la gélose contenant de l'ABIA à la concentration de 6.10^{-6} M. En fin d'expérience, la plaque réceptrice est découpée en petits blocs dont on détermine la teneur en auxine par le test de courbure sur coléoptile d'avoine. L'acide triiodo-2,3,5 benzoïque à la concentration de $1{,}2.10^{-4}$ M, l'acide dichloro-2,4 phénoxyacétique, l'acide dichloro-2,4 phénoxybuturique, l'acide tricholor-2,4,6 phénoxyacétique et l'acide indolyl-3 propionique inhibent très significativement la circulation de l'ABIA dans ces conditions.

Peu après, en 1959, Keitt et Skoog (74) ont confirmé avec de l'ABIA radioactif que la circulation d'auxine dans des segments d'hypocotyle de haricot est inhibée après une immersion préalable dans une solution contenant de l'acide triiodo-2,3,5 benzoïque à la concentration de 5.10^{-4} M.

En reprenant le thème de recherches relativement anciennes (96) concernant l'action de l'AαNP sur la circulation de l'ABIA dans des segments de coléoptiles d'avoine, Morgan (97) a prouvé, ainsi que nous l'avons indiqué plus haut (cf. 28), que l'AαNP provoque le blocage de la circulation basipète de l'auxine dans des tiges de pois et de haricots.

Source MNHN, Paris

Dans une étude effectuée en 1963 sur des segments de coléoptiles de maïs, HERTEL et LEOPOLD (57) ont mis en évidence l'inhibition de la circulation d'ABIA provoquée par l'AαNP ; l'acide triiodo-2,3,5 benzoïque et à un moindre degré par l'acide dichloro-2,4 phénoxyacétique, l'acide dichloro-3,5 phénoxyacétique et l'ABIA lui-même. Les auteurs se sont inspirés d'une technique de GOLDSMITH et THIMANN (44) et ont observé simultanément quinze segments de coléoptile de 5 mm de long placés verticalement sur un support spécial permettant de les mettre simultanément en contact avec deux blocs de gélose. Le bloc supérieur (donneur) contenait dans tous les cas 7.10^{-6} M d'ABIA correspondant à 2.10^{-6} d'ABIA marqué au C^{14} et 5.10^{-6} d'ABIA non radioactif. Le bloc inférieur (récepteur) contenait l'une des substances étudiées. Après 90 minutes d'expérience, le bloc récepteur était aplati en galette, séché et la radioactivité déterminée classiquement avec un dispositif de comptage à scintillateur. Nous avons tiré de la publication de HERTEL et LEOPOLD les résultats consignés dans le tableau V.

TABLEAU V

Ralentissement de la circulation de l'ABIA dans le coléoptile de maïs sous l'action de différentes solutions

Substance incorporée dans le bloc récepteur	Activité en coups/minute	Ralentissement %
Témoin	467	0
Acide triiodo-2, 3, 5 benzoïque 2.10^{-5} M	35	93
Acide α-naphtyl-phtalamique 2.10^{-5} M	59	87
Acide dichloro-3, 5 phénoxyacétique 5.10^{-5} M	195	58
Acide dichloro-2, 4 phénoxyacétique 5.10^{-5} M	268	43
ABIA 5.10^{-5} M	258	66

Un dispositif assez semblable de blocs « donneurs » et « récepteurs » a permis à PILET (110) d'observer un très sensible ralentissement de la circulation d'ABIA radioactif dans des segments de tiges de lentilles (*Lens culinaris*) ayant préalablement reçu un traitement par l'AαNP ou l'acide triiodo-2,3,5 benzoïque. PILET utilise des segments de 10 mm prélevés sur des plantules ayant 72 heures de culture. L'ABIA est administré pendant 6 heures à partir de « blocs donneurs » contenant 5.10^{-6} M ou 50.10^{-6} M d'auxine marquée. Le prétraitement consiste en une immersion de 2 heures dans un milieu de Ringer additionné d'AαNP ou d'acide triiodo-2,3,5 benzoïque à la dose de 50 μg/cm³, ce qui correspond respectivement à des concentrations de 1,7 10^{-4} M et 10^{-4} M. L'auteur a remarqué que la pénétration d'ABIA n'est pas modifiée par l'AαNP et qu'elle est à peine ralentie par l'acide triiodo-2,3,5 benzoïque. Ces faits se trouvent confirmés par les travaux de CHRISTIE et LEOPOLD sur coléoptile de maïs (25, 26) publiés, comme ceux de PILET, en 1965.

En confrontant les données réunies dans les tableaux VI et VII, on constate que la plupart des substances qui inhibent la circulation polarisée de l'ABIA dans les tissus végétaux provoquent également des perturbations de géotropisme. En effet, dans le tableau VII font seulement exception : l'acide dichloro-2,4 phénoxyacétique et l'acide indolyl-3 propionique dont, à notre connaissance, l'action sur le géotropisme n'a d'ailleurs pas été étudiée. Il conviendrait d'ajouter à ces deux substances, d'une part, une série d'acides phénoxyacétiques chlorés au noyau étudiée par NIEDERGANG-KAMIEN (102) et dont l'action sur le géotropisme des végétaux est probable (cf. tableau VI : homologues de substances auxinomimétiques) ; d'autre part, le dinitrophénol qui est un inhibiteur de phosphorylation dans les phénomènes d'oxydation respiratoire, ainsi qu'un groupe d'inhibiteurs de la fonction -SH comprenant l'acide iodoacétique, l'acide chloromercuribenzoïque, le chloromercuribenzène et la N-éthylmaléimide (101) dont nous ne préjugeons pas de l'action dans des tests de géotropisme.

Étant donné que des traitements effectués avec la même substance à des concentrations du même ordre permettent d'observer indifféremment une perturbation du géotropisme ou une inhibition de la circulation polarisée d'ABIA suivant le protocole expérimental choisi, il semble que les deux effets soient indissociables et que les perturbations de géotropisme résulteraient d'un blocage plus ou moins partiel de la circulation de l'ABIA dans les tissus sensibles au stimulus gravitique. Rien ne

Source : MNHN, Paris

TABLEAU VI

Principaux exemples de perturbation de la réponse géotropique de végétaux

Auteurs	Produits mis en œuvre	Végétaux étudiés	Type de traitement	Concentration utilisée et localisation de la réponse observée	
				Tiges	Racines
	Auxine				
Geiger-Huber et Huber (43)	»	Concombre	pulvérisation de plantules	non spécifié	
Roberts (114)	»	Riz	germination en milieu LCST (*)	10^{-3} M	
Huber (63)	»	Concombre	hypocotyles en immersion dans LCST		3 10^{-4}M
Bulard (18)	»	Thuya	germination dans du sable irrigué par un LCST après trempage 48 h dans LCST		6 10^{-6} à 2,3 10^{-3} M
Johri et coll. (70)	»	Oignon	germination en milieu GCST (**)		10^{-6} à 10^{-4} M
	Substances auxinomimétiques				
Wurgler (166)	2,4-D ; 2,4,5-T ; MCPA	Campanule	pulvérisation tampon de lanoline	dose 1 %	
Pilet (107)	2,4-D	Chardon	pulvérisation	10^{-1} M	
Tronchet (151)	2,4-D	Cuscute	application au pinceau	10^{-1} M	
Roberts (114)	acide α-naphtyl-acétique	Riz	germination sur milieu LCST	10^{-5} M	
Johri et coll. (70)	2,4-D	Oignon	germination sur milieu GCST		10^{-6} M
	Homologues de l'auxine				
Rufelt (120)	acide (Indolyl-3)-2 isobutyrique	Blé	trempage 30 à 45 mn dans LCST puis germination sur papier filtre	10^{-4} M	
Johri et coll. (70)	acide indolyl-3 butyrique	Oignon	germination en milieu GCST	10^{-6} à 10^{-5} M	
	Homologues de substances auxinomimétiques				
Hoffman (61)	acide trichloro-2,4,6 phénoxyacétique	Tomate	pulvérisation	4.10^{-2} M	
Roberts (114)	ester méthylique de l'acide trichloro-2,4,5 phénoxyacétique	Riz	germination en milieu LCST	10^{-6} M	
»	acide naphtoxy-acétique	»	»		10^{-4} M
Brumfield (17)	acide trichloro-2,4,6 phénoxyacétique	Fléole	graines germées cultivées sur papier filtre imprégné de LCST		2 10^{-4} M
	Effecteurs auxiniques				
Jones et coll. (67)	acides trichloro-2,3,6 benzoïque et triodo-2,3,5 benzoïque	Colza, seigle	graines germées cultivées sur GCST		10^{-6} à 2 10^{-5} M

(*) LCST : Liquide contenant la substance à tester. — (**) GCST : Gélose contenant la substance à tester.

Source MNHN, Paris

Auteurs	Produits mis en œuvre	Végétaux étudiés	Type de traitement	Concentration utilisée et localisation de la réponse observée	
				Tiges	Racines
—	—	—	—	—	—
Roberts (114)	acide triodo-2,3,5 benzoïque	Riz	germination en milieu LCST	10^{-6} M	
Van der Beck (152)	acides trichloro-2,3, 6 benzoïque et dichloro-2,6 benzoïque	Avoine, concombre, colza	graines germées cultivées sur cellulose imprégnée de LCST	10^{-6} à 10^{-4} M	
Audus et Brownbridge (7)	acide α-(naphtyl-1-métbylthio)-propionique	Pois	semi-immersion en milieu LCST		10^{-5} à $2\ 10^{-5}$ M
	Colorants				
Boas (11)	éosine	Lin, avoine, orge, blé, moutarde, lupin	germination sur papier imprégné de LCST		$5\ 10^{-5}$ M
Boysen-Jensen (14)	érythrosine	Fève, pois	cultures dans la sciure de bois après 48 b de trempage dans LCST		$1{,}2\ 10^{-4}$ M
Jones et coll. (67)	éosine fluorocéine	Colza, seigle	graines germées cultivées sur GCST		1,6 à 16^{-6} M (1,2 à $12\ 10^{-6}$ M
	Série de l'acide benzoyl-benzoïque				
Jones et coll. (67)	acide benzoyl benzoïque, homologues et analogues	»	»		$5\ 10^{-6}$ à $5\ 10^{-5}$ M
	Série de l'acide fluorène-carboxylique-9				
Jones et coll. (69)	acide et homologues	»	»		$3\ 10^{-6}$ à $25\ 10^{-4}$ M
	Aryl-nitramines				
Jones et coll. (68)	»	»	»		$5\ 10^{-6}$ à $25\ 10^{-5}$ M
	Acides N-aryl-phtalamiques				
Mentzer et coll. (90)	»	Lentille, etc...	culture sur coton humide après 24 h de trempage dans LCST		10^{-6} à 10^{-3} M
Jones et coll. (67)	»	Colza, seigle	graines germées cultivées sur GCST		
T. T. Ching et coll. (146)	acide α-naphtyl-phtalamique	Avoine, pois, maïs	immersion dans LCST	10^{-5} à 10^{-3} M	
Teas et Sheedan (145)	»	Muflier	trempage 3 h dans LCST	10^{-5} M	
Keitt (75)	»	Blé	graines germées cultivées sur GCST	10- M	
Gowing et Leeper (45)	»	Tournesol, blé	culture sur vermiculite		
De Boois et coll. (12)	»	Avoine	immersion dans LCST	$6{,}10^{-7}$ à $2{,}10^{-6}$ M	
Schrank (126)		Avoine	trempage partiel dans LCST	10^{-6} à 10^{-6} M	
Libbert et Steyer (83)	»	Avoine	injections dans le coléoptile	10^{-5} à 10^{-6} M	

Source : MNHN, Paris

TABLEAU VII

Principaux exemples d'inhibition de la circulation polarisée de l'acide β-indolyl-acétique dans des tissus végétaux

Auteurs	Produits mis en œuvre	Nature des tissus	Concentration utilisée	Moyen de contrôle
	Auxine			
Hertel et Leopold (57)	(dans le bloc récepteur)	coléoptiles de maïs	$5\ 10^{-5}$ M	radioactivité
	Substances auxinomimétiques			
Hay (54)	2,4-D	tiges de haricot	$4{,}25\ 10^{-6}$ à $4{,}25\ 10^{-4}$ M	test de courbure
Zwar et Rijven (168)	2,4-D	hypocotyles de haricot	$2{,}5\ 10^{-4}$ M	»
Hertel et Leopold (57)	2,4-D	coléoptiles de maïs	$5\ 10^{-5}$ M	radioactivité
	Homologues de l'auxine			
Zwar et Rijven (168)	acide indolyl-3 propionique	hypocotyles de haricot	$2{,}5\ 10^{-7}$ M	test de courbure
	Homologues de substances auxinomimétiques			
Zwar et Rijven (168)	acide dichloro-2,4 phénoxybutyrique	hypocotyles de haricot	$2{,}5\ 10^{-4}$ M	»
	acide trichloro-2,4.6 phénoxyacétique	»		
Hertel et Leopold	acide dichloro-3,5 phénoxyacétique	coléoptiles de maïs	$5\ 10^{-5}$ M	radioactivité
	Effecteurs auxiniques			
Hay (54)	acide triodo-2,3,5 benzoïque	tiges de haricot	$4{,}25\ 10^{-7}$ à $4{,}25\ 10^{-4}$ M	test de courbure
Niedergang-Kamien (100)	»	tiges de tabac	$2\ 10^{-5}$ à 10^{-4} M	analyse d'extraits test de courbure
Zwar et Rijven (168)	»	hypocotyles de haricot	$1{,}2\ 10^{-4}$ M	test de courbure
Keitt et Skoog (74)	»	hypocotyles de haricot	$5\ 10^{-4}$ M	radioactivité
Hertel et Leopold (57)	»	coléoptiles de maïs	$2\ 10^{-5}$ M	»
Pilet (110)	»	tiges de lentille	10^{-4} M	»
	Acide α-naphtyl-phtalamique			
Hertel et Léopold (57)	»	coléoptiles de maïs	$2\ 10^{-5}$ M	»
Morgan (97)	»	tiges de haricot	$5{,}7\ 10^{-3}$ M	»
Pilet (110)	»	tiges de lentille	$1{,}7\ 10^{-4}$ M	»

laissant supposer que la formation d'ABIA soit modifiée dans des proportions déterminantes, ces blocages devraient provoquer : entre la zone traitée et la zone apicale où se forme l'auxine une accumulation d'ABIA se traduisant par une inversion du sens de croissance lorsque la concentration optimale est dépassée ; entre la zone traitée et l'extrémité des racines un appauvrissement en auxine se traduisant encore par une inversion de la réponse géotropique lorsque la concentration est abaissée en deça de la teneur optimale.

Comme tous les facteurs qui interviennent dans les échanges intracellulaires ont une action plus ou moins directe sur la circulation de l'ABIA, on conçoit comment la composition, le pH, l'oxygénation, la température des milieux de culture (15,

Source : MNHN, Paris

58, 116, 118, 119, 125), ainsi que les conditions de luminosité dans lesquelles se déroulent les expériences (11, 18, 70) peuvent agir sur le phénomène géotropique.

Ainsi les inversions de réponse géotropique pourraient s'expliquer dans le cadre de la théorie de CHOLODNY-WENT par des modifications de la teneur en ABIA des tissus situés en amont et en aval de zones dans lesquelles la circulation polarisée de l'auxine est bloquée.

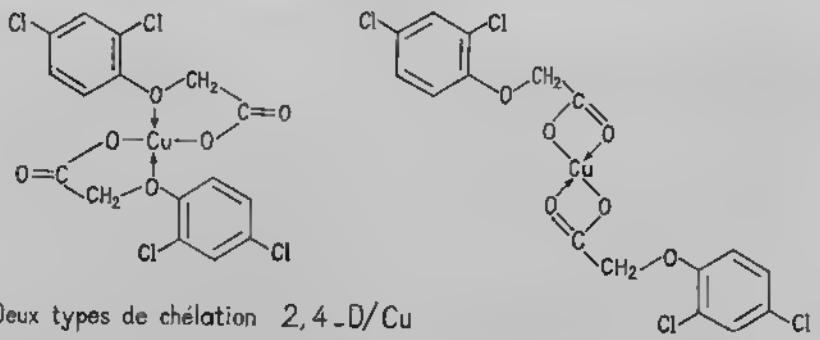
54 — *Hypothèses sur les modalités d'action des substances perturbant le géotropisme des végétaux*

L'expérience montre que la circulation polarisée de l'ABIA peut être bloquée par un traitement approprié. Lorsque le traitement consiste à administrer de l'ABIA, comme l'ont fait HERTEL et LEOPOLD (58), la cause du blocage ne peut être attribuée qu'à l'action des molécules d'auxine exogène sur des « récepteurs » impliqués dans le mécanisme de la circulation polarisée. Tout se passe comme si le processus par lequel s'opère normalement le transfert d'ABIA d'une cellule à l'autre était inbibé par un afflux localisé de molécules d'auxine. Il se produirait alors un effet de saturation ou le déclenchement d'un système d'autorégulation tendant à s'opposer à la pénétration d'ABIA exogène.

De même on a montré que la circulation de 2,4-D dans des segments de pétiole de *Phaseolus vulgaris* était elle aussi polarisée (29, 30) mais nous avons vu qu'un traitement par le 2,4-D peut provoquer le blocage de l'auxine. Il n'y a pas lieu de supposer que les autres substances auxinomimétiques : acide α-naphtyl-acétique, 2,4,5-T, M. C. P. A. agissent différemment du 2,4-D et de l'ABIA car, bien qu'appartenant à des groupes chimiques distincts, ces substances manifestent une réactivité semblable vis-à-vis des végétaux.

Si on veut alors essayer d'expliquer comment agissent au niveau de la molécule les substances qui perturbent le géotropisme on se trouve ramené aux théories sur les modalités d'action de l'auxine et des effecteurs auxiniques. Nous rappellerons donc que l'on suppose que l'auxine exercerait son activité en se fixant par plusieurs « points d'attache » sur des « sites » possédant des éléments fonctionnels et stériques complémentaires, correspondant en quelque sorte à son empreinte. Les effecteurs auxiniques qui ne possèdent que certains des éléments stériques et fonctionnels de l'auxine pourraient, selon les conditions, soit « parasiter » les sites où se fixent normalement l'auxine, soit au contraire occuper systématiquement des sites d'un autre type sur lesquels l'auxine ne risquerait plus de « s'égarer » (action synergique).

On connaît peu de choses sur la nature des liaisons qui peuvent s'établir entre l'auxine et le substrat grâce auquel se réaliserait leur activation. Certains auteurs ont cru voir dans le pouvoir chélatant de substances auxinomimétiques vis-à-vis de quelques métaux (4, 35, 36, 55, 56, 160), la possibilité d'envisager un mode d'action reposant sur le blocage à l'état de complexes de cations indispensables à des systèmes enzymatiques. Cependant aucune théorie satisfaisante ne peut être dégagée de l'ensemble de ces travaux.



Deux types de chélation 2,4-D/Cu

On a montré que la synthèse d'acide ribonucléinique dans des segments de coléoptiles d'avoine est stimulée par l'ABIA (52). Il n'est donc pas exclu que les progrès de la biologie moléculaire puissent rapidement apporter des éclaircissements sur le mode d'action de l'ABIA dans la croissance des tissus et par voie de conséquence sur le mécanisme qui régit le géotropisme des végétaux.

Source : MNHN, Paris

55 – *Essai de classement des substances perturbant le géotropisme*

551 – Si l'on admet que les perturbations de géotropisme résultent de ce que des molécules exogènes entrent en compétition avec l'ABIA vis-à-vis de certains sites, on doit envisager l'intervention possible de 5 groupes principaux de constituants. Nous distinguerons :

A – l'auxine elle-même et les substances auxinomimétiques,

B – certains homologues de l'ABIA et des substances auxinomimétiques,

C – certains analogues structuraux de l'ABIA et des substances auxinomimétiques,

D – les effecteurs auxiniques proprement dits, c'est-à-dire les substances pouvant, dans certaines conditions, exercer une action synergique avec l'ABIA,

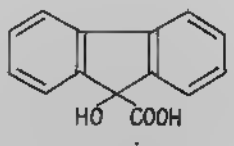
E – des effecteurs non spécifiques intervenant fortuitement ou indirectement.

Dans le groupe A se rangent les substances citées dans les divisions 41 et 43 ; dans le groupe B celles des divisions 42 et 44 et dans le groupe D se rangent les produits de la division 45.

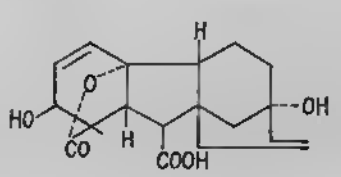
552 – Les colorants du groupe de l'hydroxyphtaléine n'exercent aucune action synergique sur l'ABIA. D'autre part Kiermayer et Youssef (77) ont montré que l'éosine et l'érythrosine ont une action toxique intense sur le cytoplasme de cellules du tissu épidermique de diverses plantes (*Erodium cicutarium, Anthemis arvensis, Euphorbia peplus, Vescaria viscosa, Centaurea jacea, Iris germanica, Allium cepa* et *Avena sativa*). Soumis aux mêmes tests, l'acide α-naphtyl-phtalamique, l'acide α-napbtoxyacétique, l'acide tricbloro-2,3,6 phénoxyacétique, l'acide tricbloro-2,4,6 phénoxyacétique, et l'acide triiodo-2,3,5 benzoïque, n'ont pratiquement pas manifesté de toxicité.

L'éosine et l'érythrosine seraient donc à ranger dans le groupe E.

553 – Certains dérivés de l'acide fluorène-carboxylique-9, l'acide fluorénol-9 carboxylique-9 (XLVI) par exemple, manifestent des propriétés antigibberellines (réduction de la longueur des entre-nœuds, de la surface du limbe, etc...). Ces propriétés, mises en évidence par Schneider (127) et confirmées par Julliard (71), pourraient être attribuées à un antagonisme par analogie structurale.



XLVI



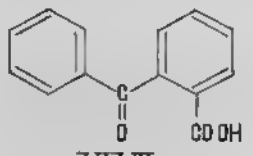
VII

Or, l'action de l'acide gibbérellique (VII) sur la circulation polarisée de l'ABIA et sur le géotropisme s'exerce en sens inverse de l'action des substances respectivement consignées dans les tableaux VI et VII. Pilet a observé que la circulation d'ABIA marqué dans des segments de tiges de lentilles était accélérée par de l'acide gibbérellique administré à la dose de 10^{-5} M (110) et des expériences de Jacobs et Case sur des plantules de pois ont confirmé (65) ces résultats. D'autre part en incorporant de l'acide gibbérellique à la dose de 10^{-6} g/cm³ dans des blocs de gélose contenant entre 10^{-8} et 10^{-5} g/cm³ d'ABIA, Libbert et Gerdes (84) ont enregistré une réponse au test de courbure, accrue d'environ 40 % par rapport aux blocs témoins ne contenant que de l'ABIA. Enfin Nonris et Brotzman (104) ont vérifié que l'acide gibbérellique appliqué seul à des coléoptiles d'avoine est sans effet sur leur croissance linéaire mais provoque une accentuation de leur réponse géotropique. Des écarts significatifs sont déjà observés à la concentration de 0,1 ppm pour des stimulations de 90 minutes pendant lesquelles la base des coléoptiles demeure constamment en contact avec une solution potassique de l'acide. Ces travaux donnent par contrecoup un nouvel intérêt aux observations de Teas et Sheedan (145), qui semblent avoir été les premiers (1957) à constater l'action de l'acide gibbérellique sur le phénomène géotropique en traitant des tiges de muflier (cf. 14).

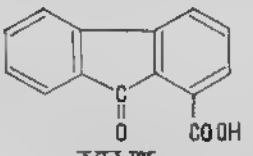
Source : MNHN, Paris

On peut considérer que l'acide gibbérellique, augmentant à la fois la vitesse de circulation de l'ABIA et l'amplitude de la réponse géotropique, favorise essentiellement la mise en œuvre de l'ABIA lors de la stimulation gravitique. Il n'est donc pas surprenant que des analogues structuraux puissent exercer une activité inverse. Il reste à vérifier comment ces substances réagissent lorsqu'elles sont administrées simultanément avec de l'ABIA.

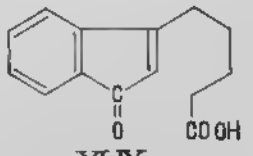
554 – En première approximation les substances de la série de l'acide benzoyl-2 benzoïque (XLVII) ne s'apparentent à aucun des constituants des divisions 41 et 43 et devraient être rangées dans les groupes D ou E. Il serait toutefois intéressant de vérifier dans quelle mesure ces substances comportent un cycle potentiel qui ferait apparaître une analogie structurale soit avec l'acide fluorénone-9 carboxylique-1 (XLVIII) et par extrapolation avec l'acide gibbérellique, soit avec l'acide β-indénone-n-amylique (XLIX) et l'acide β-indolyl-n-amylique (L).



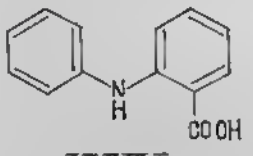
XLVII



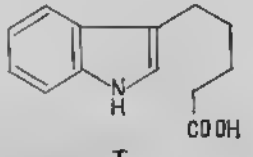
XLVIII



XLIX

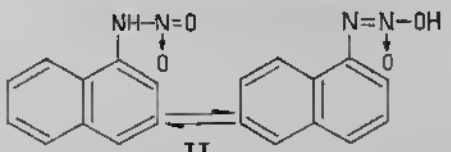


XXXIV

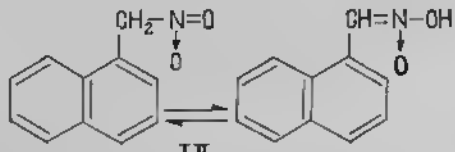


L

555 – Jones et coll. (68) ont fait ressortir l'existence d'une analogie structurale entre les aryl-nitramines et certains dérivés nitrés considérés sous leur forme tautomère d'acide nitronique : la (naphtyl-1)-nitramine (LI) par exemple correspond au (naphtyl-1)-nitrométhane (LII).

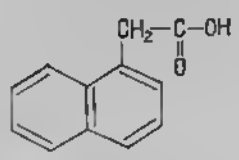


LI

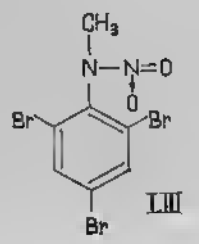


LII

Veldstra (153) ayant montré que ce dernier composé présentait, précisément sous sa forme acide nitronique, une activité auxinique on aurait pu suggérer un rapprochement avec l'acide α-naphtyl-acétique (XXXI). Cependant l'analogie structurale évoquée par Jones et coll. ne peut être étendue à toute la série de nitramines dont ces auteurs ont vérifié l'activité sur la réponse géotropique de racines de colza ou de seigle. En effet la N-méthyl tribromo-2,4,6 phényl-nitramine (LIII) ne peut se tautomériser et pourtant est active sur colza.



XXXI



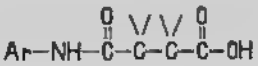
LIII

Source · MNHN, Paris

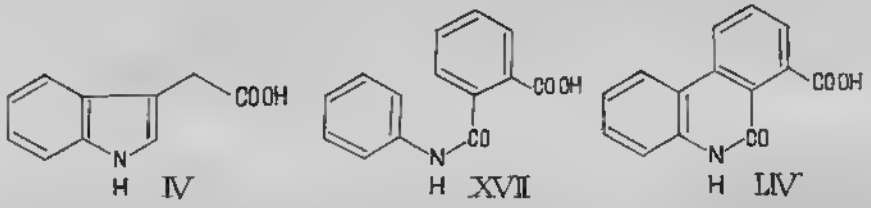
Il est possible que la fréquente toxicité des composés aromatiques nitrés demeure le caractère déterminant des arylnitramines et justifie leur classement dans le groupe E.

556 – L'ensemble des propriétés des acides arylphtalamiques et notamment le blocage de l'ABIA dans des plantules de pois ou de haricot par une simple annélation de lanoline imprégnée d'AαNP nous a conduit à supposer que l'ABIA et l'AαNP pourraient entrer en compétition vis-à-vis des mêmes sites. Il s'imposait alors de confronter les deux molécules.

Nous avons vu dans le 3e chapitre que la spécificité des acides N-aryl-phtalamiques était liée à l'enchaînement suivant :



Il se trouve que la même séquence d'atomes existe dans l'ABIA (IV). Une analogie structurale apparaît mieux si on se réfère au premier terme de la série qui est l'acide N-phényl-phtalamique (XVII) et si on suppose que la configuration de cette molécule peut correspondre approximativement à celle de l'ABIA en comportant par exemple un cycle potentiel.



On peut donc admettre comme hypothèse de travail que les acide N-arylphtalamiques sont des analogues structuraux de l'ABIA relevant du groupe C et envisager l'étude des propriétés physiologiques de molécules telles que celle de l'acide phénanthridone-6 carboxylique-7 (LIV).

BIBLIOGRAPHIE

1 – W. B. Albert ; *Proc. Southern Weed Conf.*, 1953, 126.
2 – R. J. Aldrich ; *Proc. Conn. Vegetable Grover's Assoc.*, 1952, 50.
3 – L. Anker ; *Acta Botanica neerl.*, 1956, **5**, 335.
4 – W. L. F. Armarego, M. J. Canny et S. F. Cox ; *Nature*, 1959, **183**, 1178.
5 – L. J. Audus ; *New Phytologist*, 1954, **53**, 461.
6 – L. J. Audus et M. E. Brownbridge ; *J. Exptl. Bot.*, 1957, **8**, 105.
7 – L. J. Audus et M. E. Brownbridge ; *J. Exptl. Bot.*, 1957, **8**, 235.
8 – L. J. Audus ; *Physiol. Plant.*, 1964, **17**, 737.
9 – J. F. Bates ; *Proc. Brit. West Indies Sugar Technologists*, 1957, 100.
10 – M. YA. Berezovskii et N. K. Semenova ; Doklady Moskov Sel' Skokhoz. Akad. *in* K.A. Timiryazeva, Naueh Konf., 1957, nº **28**, 349 et C. A., 53, 19 275 a.
11 – F. Boas et F. Merkenschlager ; *Ber. Deutsch Botan. Ges.*, 1925, **43**, 381.
12 – H. M. de Boois, H. P. Bottelier et D. I. Zandee ; *Koningl. Nederl. Akad. Wetenschaf, Proc. Sci.*, 1960, C **63**, 375.
13 – P. Boysen-Jensen ; *Planta*, 1933, **20**, 688.
14 – P. Boysen-Jensen ; *Planta*, 1934, **22**, 404.
15 – L. Brauner et L. Hager ; *Planta*, 1958, **51**, 115.
16 – L. Brauner *in* Handbuch der Pflanzenphysiologie, **19/2**, p. 74-102, Berlin-Göttingen = Heidelberg, Springer 1962.

Source : MNHN, Paris

17 – R. T. Brumfield ; *Am. J. Bot.*, 1955, **42**, 958.
18 – C. Bulard ; *C. R. Acad. Sci.*, 1948, **227**, 443.
19 – R. W. Campbell et L. R. Quinlan ; *Proc. North Central Weed Control Conf.*, 14 th, 1957.
20 – J. D. Campbell et L. H. Hannah ; *Proc. Southern Weed Conf.*, 14 th, 1961, 146.
21 – R. F. Carlson ; *Am. Nurseryman*, 1956, **104**, n° 9, 12.
22 – L. C. Chadwick, R. R. Miller et D. Erskine ; *Proc. Am. Soc. Nort. Sci.*, 1951, **58**, 308.
23 – W. E. Chappell ; *Proc. Southern Weed Conf.*, 9 *th*, 1956, 57.
24 – N. Cholodny ; *Planta*, 1928, **8**, 118.
25 – A. E. Christie et A. C. Leopold ; *Plant Cell. Physiol.* (Tokyo), 1965, **6**, 337.
26 – A. E. Christie et A. C. Leopold ; *Plant Cell. Physiol.* (Tokyo), 1965, **8**, 453.
27 – H. B. Cordner et G. Hedger ; *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.*, 1959, **73**, 323.
28 – D. P. Cowing et R. W. Leeper ; *Botan. Gaz.*, 1960, **121**, 249.
29 – C. C. Mc Cready ; *New Phytolagist*, 1963, **82**, (1), 3.
30 – C. C. Mc Cready et W. P. Jacobs ; *New Phytologist*, 1963, **62** (1), 19.
31 – D. Daubigny ; Diplôme d'Études Supérieures, Paris, 1964.
32 – B. E. Day et R. C. Russel ; *Hilgardia*, 1955, **23**, 597, et C.A. 50, 12 388 a.
33 – L. J. Edgerton et M. B. Hoffman ; *Science*, 1955, **121**, 467.
34 – W. B. Ennis ; *Southern Seedsman*, 1954, n° 2, 25.
35 – C. H. Fawcett, R. L. Wain et F. Wightman, *Nature*, 1956, **178**, 972.
36 – C. H. Fawcett ; *Nature*, 1959, **184**, 796.
37 – W. Ferguson et J. J. Jasmin ; *Proc. Northeast Weed Control Conf.*, 9 *th meeting*, New York, 1955, 169.
38 – J. A. de France et J. A. Simmons ; *Proc. Northeast Weed Control Conf.*, 1952, suppl. 55.
39 – A. W. Galston et Ly Dalberg ; *Am. J. Bot.*, 1954, **41**, 373.
40 – H. W. Gausman et R. T. Correa ; *Proc. Rio Grande Valley Hort. Inst.*, 1954, **8**, 34.
41 – R. J. Gautheret ; *Bull. Soc. Chim. Biol.*, 1942, **24**, 13.
42 – R. J. Gautheret et Ch. Mentzer ; *C. R. Soc. Biol.*, 1951, **145**, 489.
43 – M. Geiger-Huber et H. Huber ; *Experientia*, 1945, **1**, 26.
44 – M. H. M. Goldsmith et K. V. Thimann ; *Plant Physiol.*, 1962, **37**, 492.
45 – D. P. Gowing et R. W. Leeper ; *Botan. Caz.*, 1960, **121**, 143.
46 – L. Grahm et C. H. Hertz ; *Physiol. Plant.*, 1964, **17**, 186.
47 – L. Grahm ; *Physiol. Plant.*, 1964, **17**, 231.
48 – J. K. Greig et A. S. Al Tikriti ; *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.*, 1963, **82**, 602.
49 – B. H. Grigsby, Tsou, Te May et G. B. Wilson ; *Proc.* 11 *th North Central Weed Control Conf.*, 1954, 88.
50 – G. Haberlandt ; *Jahrb. Wiss. Bot.*, 1903, **88**, 447.
51 – W. C. Hall, C. B. Truchelut et H. C. Lane ; *Texas Agr. Expt. Sta. Bull.*, 1953, n° 759, 3.
52 – T. H. Hamilton, R. J. Moore, A. F. Rumsey, A. R. Means et A. R. Schrank ; *Nature*, 1965, **208**, 1180.
53 – S. W. Hart et J. A. de France ; *Proc. Northeast Weed Control Conf.*, 1955, 345.
54 – J. R. Hay ; *Plant Physiol.*, 1956, **81**, 118.
55 – O. V. S. Heath et J. E. Clark ; *Nature*, 1956, **177**, 1118.
56 – O. V. S. Heath et J. E. Clark ; *Nature*, 1956, **178**, 600.
57 – R. Hertel et A.C. Leopold ; *Planta*, 1963, **59**, 535.
58 – R. Hertel et A. C. Leopold ; *Naturwiss.*, 1963, **50**, 695.
59 – J. Heslop-Harrison ; Plant Growth Substances ; Recent Research in Plant Physiology, Vistas in Botany, III, 1963, p. 104-194, W. B. Turrill, Pergamon Press.
60 – O. L. Hoffman et A. E. Smith ; *Science*, 1949, **109**, 588.
61 – O. L. Hoffmann ; *Plant Physiol.*, 1953, **28**, 622.
62 – T.W. Hogard et D. D. Hemprill ; *Proc. North Central Weed Control Conf.*, 13 *th*, 1956, 42.
63 – H. Huber ; *Ber. Schweizer Bot. Gesel*, 1951, **61**, 499.
64 – L. Iliev, Khr. Mudrov, V. Vasilev, Em. Karanov, Ir. Kalcheva et St. Kabalev ; Isv. Inst. Khim Sredstra Selskoto Stobanstro, Akad. Selkopans Kito Nanki Bulgar., 1962, **1**, 63 et C. A., **59**, 13 279 S.
65 – W. P. Jacobs et D. B. Case ; *Science*, 1965, **148**, 1729.
66 – R. L. Jones, T. P. Metcalfe, W. A. Sexton ; *Biochem. J.*, 1949, **45**, 143.
67 – R. L. Jones, T. P. Metcalfe et W. A. Sexton ; *J. Sci. Food Agric.*, 1954, (1), 32.
68 – R. L. Jones, T. P. Metcalfe et W. A. Sexton ; *J. Sci. Food Agric.*, 1954, (1), 38.
69 – R. L. Jones, T. P. Metcalfe et W. A. Sexton ; *J. Sci. Food Agric.*, 1954, (1), 44.
70 – B. M. Johri, Sipra Guha et S. C. Maheshwari ; *Nature*, 1965, **205**, 1026.
71 – B. Julliard ; *C. R. Acad. Sci.*, 1966, **262**, Série D, 273.
72 – Em. Karonov et coll. ; Izv. Inst. Khim. Sredstra Selskoto Stopanstro, Akad. Selskostopanskte Nanki Bulgar, 1962, **1**, 45 et C. A., **59**, 13,279 f.
73 – W. R. Kays et P. K. Mead ; *Oklahoma Agr. Expt. Sta. Bull.*, 1959, 530.

Source : MNHN, Paris

74 – G. W. Keitt Jr. et F. Skoog ; *Plant Physiol.*, 1959, **34** (2), 117.
75 – G. W. Keitt Jr ; *Botan. Gaz.*, 1960, **122**, 51.
76 – M. Kent et W. A. Gortner ; *Botan. Gaz.*, 1951, **112**, 307.
77 – O. Kiermayer et E. Youssef ; *Protoplasma*, 1960, **49**, 541.
78 – J. R. Kollett et J. A. de France ; *Proc. Northeast Weed Control Conf.*, 1959, 155.
79 – W. H. Lachman ; *Proc. Northeast Weed Control Conf.*, 8 *th meeting*, 1954, 89.
80 – W. H. Lachman ; *Northeast Weed Control Conf.*, 1955, 193.
81 – P. Larsen ; *Physiol. Plant.*, 1965, **18**, 747.
82 – P. Le Roux, A. Resplandy, Ch. Mentzer ; Travaux inédits.
83 – E. Libbert et B. Steyer ; *Naturwiss.*, 1963, **50** (7), 576.
84 – E. Libbert et I. Gerdes ; *Planta*, 1964, **61**, 245.
85 – G. A. Livingston ; *Proc. Rio Grande Valley Hort. Inst.*, 1953, 59.
86 – P. B. Lombard, A. E. Mitchell et H. A. Cardinell ; *Mich. State Univ. Agr. Expt. Sta. Quart. Bull.*, 1958, **41**, 147.
87 – Ch. J. Lyon ; *Plant Physiol.*, 1965, **40**, 18.
88 – R. M. Menges ; *J. Rio Grande Valley Hort. Soc.*, 1962, **16**, 89.
89 – Ch. Mentzer ; *Bull. Soc. Chim. Biol.*, 1948, *XXX*, 384.
90 – Ch. Mentzer, D. Molho et H. Pacheco ; *Bull. Soc. Chim. Biol.*, 1950, *XXXII*, 572.
91 – Ch. Mentzer et G. Netien ; *Bull. mens. Soc. Linnéenne de Lyon*, 1950, **19**, 102.
92 – Ch. Mentzer et coll. ; Travaux inédits.
93 – J. W. Mitchell, P. C. March et G. D. Freeman ; *J. Agr. Food Chem.*, 1965, **13** (nº 4), 326.
94 – J. F. Moore ; *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.*, 1956, **67**, 468.
95 – J. F. Moore ; *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.*, 1957, **70**, 350.
96 – D. G. Morgan et H. Soding ; *Planta*, 1958, **52**, 235.
97 – D. G. Morgan ; *Nature*, 1964, **201**, 476.
98 – B. S. Morgan ; *Proc. Joint Meeting N. Central* 16 *th West, Canad.*, 10 *th Weed Control Conf.*, 1959, 53.
99 – G. Netien et R. Canillot ; *Bull. mens. Soc. Linnéenne de Lyon*, 1951, **20**, 49.
100 – E. Niedergang-Kamien et F. Skoog ; *Physiol. Plant.*, 1956, **9**, 60.
101 – E. Niedergang-Kamien et A. C. Leopold ; *Physiol. Plant.*, 1957, **10**, 29.
102 – E. Niedergang-Kamien et A. C. Leopold ; *Physiol. Plant.*, 1959, **12**, 776.
103 – J. P. Nitsch et C. Nitsch ; *Plant. Physiol.*, 1956, **31**, 94.
104 – W. E. Norris Jr. et B. Brotzman ; *Physiol. Plant.*, 1965, **16**, 403.
105 – A. V. Peterburgsku, N. K. Semenova et V. I. Kiseleva ; *Zemledelie*, 1956, **4**, nº 11, 71 et C.A. **51**, 9066 e.
106 – P. E. Pilet ; *Bull. Soc. Vaudoise Sci. Nat.*, 1949, **64**, 185.
107 – P. E. Pilet ; *Bull. Soc. Vaudoise Sci. Nat.*, 1953, **63**, 397.
108 – P. E. Pilet ; *Bull. Soc. Vaudoise Sci. Nat.*, 1953, **65**, 409.
109 – P. E. Pilet ; Les phytohormones de croissance, chapitre VI, 1961, Masson, Paris.
110 – P. E. Pilet ; *Physiol. Plant.*, 1965, **18** (3), 687.
111 – L. E. Powel et C. Pratt ; *Nature*, 1960, **186**, 814.
112 – E. M. Rahn ; *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.*, 1955, **66**, 298.
113 – H. E. Rea ; *Proc. Southern Weed Control*, 1956, **7**, 62.
114 – E. H. Roberts ; *Nature*, 1959, **183**, 1197.
115 – W. R. Roderick et P. L. Bhatia ; *J. Org. Chem.*, 1963, **28**, 218.
116 – H. Rufelt ; *Physiol. Plant.*, 1954, **17**, 141.
117 – H. Rufelt ; *Physiol. Plant.*, 1957, **10**, 231.
118 – H. Rufelt ; *Physiol. Plant.*, 1947, **10**, 373.
119 – H. Rufelt ; *Physiol. Plant.*, 1957, **10**, 485.
120 – H. Rufelt ; *Physiol. Plant.*, 1957, **10**, 500.
121 – P. W. Santelman, W. C. Elder et R. S. Matlock ; *Proc. Southern Weed Conf.*, 1963, **16**, 83.
122 – A. R. Schrank ; *Plant Physiol.*, 1944, **19**, 196.
123 – A. R. Schrank ; *Plant Physiol.*, 1945, **20**, 133 et 344.
124 – A. R. Schrank ; *Plant Physiol.*, 1960, **65**, 735.
125 – A. R. Schrank et A. F. Rumsey ; *Physiol. Plant*, 1961, **14**, 231.
126 – A. R. Schrank ; *Plant Physiol.*, 1961, **36**, 727.
127 – G. Schneider ; *Naturwiss.*, 1964, 416.
128 – T. Shibasaki et S. Inagaki ; *Nogyo Oyobi Engei*, 1961, **36**, 1813 et C. A. **56**, 14.661 i
129 – T. Sbibasaki et S. Inagaki ; *Nogyo Oyobi Engei*, 1962, **37**, 1669 et C. A. **60**, 3425 f.
130 – J. A. Simmons et J. A. de France ; *Proc. Northeast Weed Control Conf.*, 1953, 255.
131 – A. E. Smith et O. L. Hoffmann (U.S. Rubber Cº) ; Brevet E.U. 2.556.664, 12 juin 1951.
132 – A. E. Smith et O. L. Hoffmann ; Brevet E.U. 2.556.665, 12 juin 1951.
133 – A. E. Smith et O. L. Hoffmann ; Brevet canadien, 519.684, 20 déc. 1955.
134 – A. E. Smith, A. W. Feldman et G. M. Stone ; Brevet E.U., 2.736.647, 28 févr. 1956.
135 – A. E. Smith et A. W. Feldman ; Brevet allemand 942.057, 26 avr. 1956.
136 – A. E. Smith, A. W. Feldman et G. M. Stone ; Brevet E.U. 2.770.537, 13 nov. 1956.

Source : MNHN, Paris

137 – A. E. Smith, A. W. Feldman et G. M. Stone ; *J. Agr. Food Chem.*, 1957, **5**, 745.
138 – A. E. Smith et A. W. Feldman ; Brevet E.U. 2.893.855, 7 juil. 1959.
139 – D. W. Staniforth et R. C. Weber ; *Weeds*, 1956, **6**, 115.
140 – R. D. Sweet et S. K. Ries ; *Proc. Northeast Weed Control Conf.*, 1952, 187.
141 – R. D. Sweet et S. K. Ries ; *Proc. Northeast Weed Control Conf.*, 1953, 57.
142 – H. Takeda ; *Science reports Tohoku Imp. Univ.*, Ser. III, 557-576 (1929), cité par W. Ruhland, Encyclopedia of Plant physiology, XVII/2, 137, Springer-Verlag Berlin 1962.
143 – R. E. Talbert ; *Agr. Expt. Sta. Mimeo Ser.* ; 1964, n° 134.
144 – R. B. Taylorson, R. C. Rom et M. N. Dana ; *Proc. North Central Weed Control Conf.*, 13 th, 1956.
145 – H. J. Teas et T. J. Sheedan ; *Proc. Florida State Hort. Soc.*, 1957, **70**, 390.
146 – Te-May Tsou Ching, R. H. Hamilton, R. S. Bandurski ; *Physiol. Plant.*, 1956, **9**, 546.
147 – F. G. Teubner et S. H. Wittwer ; *Science*, 1955, 74.
148 – F. G. Teubner et S. H. Wittwer ; *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.*, 1957, **69**, 343.
149 – J. T. Thompson, E. W. Hauser et A. H. Dempsey ; *Proc. Southern Weed Conf.*, 1959, 89.
150 – M. F. Trewett et coll. ; *Proc. Northeast Weed Control Conf.*, 1958, 390.
151 – J. Tronchet ; *C. R. Acad. Sci.*, 1957, **244**, 1811.
152 – L. C. van der Beek ; *Plant Physiol.*, 1959, **34**, 61.
153 – H. Veldstra ; *Enzymologia*, 1944, **1**, 97 et 137.
154 – H. von Witsch ; *Jahrb. Wiss. Bot.*, 1934, **79**, 790.
155 – J. T. Waddington ; *Dissertation Abstracts*, 1963, **23**, 2623 et C. A. **58**, 14.653 a.
156 – J. T. Waddington et F. B. Teubner ; *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.*, 1963, **83**, 700.
157 – C. F. Waren ; *Southern Seedsman*, 1954, **17**, n° 2, 23-79-82.
158 – R. J. Weaver et W. O. Williams ; *Botan. Gaz.*, 1951, **113**, 75.
159 – R. T. Wedding, B. J. Hall et E. Laube ; *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.*, 1956, **68**, 459.
160 – L. H. Weinstein, A. N. Meiss, R. L. Uhler, E. R. Purvis ; *Nature*, 1956, **178**, 1188.
161 – R. L. Weintraub, J. W. Brown, J. C. Nickerson et K. N. Taylor ; *Botan. Gaz.*, 1952, **113**, 348.
162 – F. W. Went ; *Rec. Trav. bot. neerl.*, 1928, **25**, 1.
163 – M. N. Westwood ; *Proc. Wash. State Hort. Assoc.*, 1956, **52**, 100.
164 – O. F. Wiegang et A. R. Schrank ; *Botan. Gaz.*, 1959, **121**, 106.
165 – S. H. Wittwer ; *Vegetable Growers Assoc., Ann. Rept.*, 1954, **46**, 106.
166 – W. Wurgler ; *Rev. Hort. Suisse*, 1948, n° 1, 1.
167 – Q. B. Zielinski et R. Garren Jr ; *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.*, 1957, **70**, 113.
168 – J. A. Zwar et A. H. G. C. Rijven ; *Australian Jour. Biol. Sci.*, 1956, **9**, 528.

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Dépôt légal : 2e trimestre 1967.
7 564 009 6 (P.A.)

Source : MNHN, Paris

Les MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE paraissent sans périodicité fixe. Chaque volume est formé d'un nombre variable de fascicules, publiés isolément et ne contenant qu'un seul mémoire.

Les auteurs reçoivent 50 tirages à part de leurs travaux, brochés et sous couverture. Ils s'engagent à ne pas les mettre dans le commerce.

Les fascicules sont en vente aux *Editions du Muséum National d'Histoire naturelle*, 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, Paris (5e).

Compte chèques postaux : Paris 9062-62

ÉDITIONS DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, Paris

Archives du Muséum National d'Histoire naturelle (commencées en 1802 comme *Annales du Muséum d'Histoire naturelle*). Un volume in-4° par an.

Bulletin du Muséum National d'Histoire naturelle (commencé en 1895). Un vol. in-8° par an.

Mémoires du Muséum National d'Histoire naturelle, nouvelle série (commencée en 1936). In-8°, sans périodicité fixe.

Publications du Muséum National d'Histoire naturelle (sans périodicité fixe). Paraît par fascicules in-8°.

Adansonia (commencées en 1909 comme *Notulae systematicae*). (Directeurs : MM. H. Humbert et A. Aubréville, laboratoire de Phanérogamie). In-8°, sans périodicité fixe.

Index seminum in Hortis Musei parisiensis collectorum (Service de Culture). Paraît depuis 1822. Échange.

Journal d'Agriculture tropicale et de Botanique appliquée (Secrétaires : MM. J.-F. Leroy et J. Carayon). Paraît depuis 1954.

Revue Algologique (Directeurs : MM. R. Lami et P. Bourrelly, laboratoire de Cryptogamie). Paraît depuis 1924 ; in-8°.

Revue Bryologique et Lichénologique (Directeur : Mme Allorge, laboratoire de Cryptogamie). Paraît depuis 1874 ; in-8°.

Revue de Mycologie, anciennement *Annales de Cryptogamie exotique* (Directeur : M. R. Heim). Paraît depuis 1928 ; in-8°.

Mammalia (Directeur : M. J. Dorst, laboratoire de Mammalogie). Paraît depuis 1936 ; in-8°.

Bulletin du Laboratoire maritime du Muséum National d'Histoire naturelle, à Dinard (Directeur : M. R. Heim, laboratoire maritime de Dinard). Paraît depuis 1928 ; in-8°.

Travaux du Laboratoire de « La Jaysinia » (Directeur : M. H. Humbert, laboratoire de Phanérogamie). Paraît par fascicules in-8°.

Source MNHN, Paris